P 5.292
(1889) 13

Concours d'Agrégation
1889

ECOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS
BIBLIOTHÈQUE

Hérail (Joseph)



P. 5.292 (1889) 13

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION

DU 1er MAI 1889

(SECTION D'HISTOIRE NATURELLE ET DE PHARMACIE)

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES REPRODUCTEURS

ET

FORMATION DE L'ŒUF

CHEZ LES PHANÉROGAMES

Par HERAIL (Joseph)

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES
CHEF DES TRAVAUX DE MICROGRAPHIE A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE
DE PHARMACIE DE PARIS



PARIS
G. STEINHEIL, ÉDITEUR
2, rue Casimir-Delavigne, 2

1889

JUGES DU CONCOURS

MM. Planchon, *Président*
A. Milne-Edwards
Bourgoin
Marchand
Prunier
Guignard
Bleicher

JUGES SUPPLÉANTS

MM. Bouchardat
Moissan
Beauregard
Chastaing

SECRÉTAIRE

M. Madoulé

CANDIDATS

MM. Belzung
Bourquelot
Bouvier
Herail
Devaux
Brunotte

INTRODUCTION

On sait aujourd'hui que l'œuf des plantes est le résultat d'une sexualité, c'est-à-dire qu'il est le produit de la combinaison de deux éléments ou *gamètes* qui, tantôt ont même origine, même forme, même dimension, tantôt, et c'est le cas des Phanérogames, diffèrent à la fois par l'origine, la forme et la structure. L'existence de deux sexes distincts dans les plantes, la nécessité de leur concours pour la formation de l'embryon, bien que définitivement établies depuis relativement peu d'années, avaient été pressenties par les anciens.

C'est ainsi que les Grecs et les Romains avaient puisé dans des pratiques de culture quelques idées sur la sexualité de certaines plantes. Les Babyloniens distinguaient très bien les Dattiers mâles et femelles, et ils répandaient le pollen des premiers sur les inflorescences femelles, comme le font encore les Arabes de nos jours. Théophraste dit que certains de ces arbres donnent des fleurs et d'autres des fruits qui demeurent à l'état d'ébauches, si l'on n'a secoué sur eux les fleurs des premiers. Les Romains avaient reçu des Grecs des notions assez précises sur quelques arbres monoïques et dioïques ; quant aux plantes hermaphrodites, ils savaient seulement que la formation du fruit est une conséquence de la floraison.

Vers l'an 900 de l'ère chrétienne, les écrivains arabes font mention de ce fait, que certaines plantes ne portent de fruits et de graines fécondes que lorsqu'elles croissent plusieurs ensemble dans le même lieu.

Il faut ensuite arriver jusqu'au XVII[e] siècle, pour voir les notions sur les sexes des plantes devenir un peu plus claires et plus préci-

ses. A cette époque-là, en effet, Bobart prouve par des expériences sur le *Lychnis dioïca* que le pistil ne devient pas un fruit sans l'action du pollen, et Grew, en 1685, admet l'existence de deux sexes dans les plantes. Clusius signale le *Carica papaya* staminifère comme une plante mâle, et le *Carica papaya* fructifère comme une plante femelle. Ray conclut que les étamines des plan tes mâles sont absolument nécessaires au développement de l'embryon dans les plantes femelles.

Mais, en somme, Camérarius est le premier qui ait donné une exposition scientifique de la théorie du système sexuel des plantes (1). Il déclara en effet que les anthères étaient la partie fondamentale de la fleur, il distingua les fleurs mâles et les fleurs femelles de plusieurs plantes unisexuées, et il affirma qu'en l'absence des anthères il ne se produisait pas de fruit. Les travaux de Buckard, de Morland (2), de C.-J. Geoffroy, de Bradley, de Vaillant (3), de Blair sont venus élucider certains points sur la sexualité des plantes. Blair avait montré que les plantes femelles du *Cannabis sativa* ne produisaient pas de graines lorsqu'elles étaient à l'abri du pollen. Enfin l'autorité de Linné (4) rangea tous les botanistes à son avis.

L'existence des sexes dans les végétaux fut alors généralement admise, et la discussion paraissait terminée. Cependant, depuis cette époque, quelques physiologistes cherchèrent de temps en temps à critiquer et à combattre la théorie linnéenne par des expériences plus ou moins bien faites.

Parmi ceux dont les attaques furent de quelque poids, il faut citer Spallanzani qui, tout en employant une forme un peu dubitative, présuma que dans quelques végétaux l'influence de la fécondation pouvait peut-être se perpétuer pendant plusieurs généra-

(1) Camérarius. — *Lettre à Valentini*, 1694.
(2) Morland. — *Philosoph. transact.*, 1703,
(3) Vaillant. — *Discours sur la structure des fleurs*, etc., 1718.
(4) Linné. — *Philos. Botan.*, 1735.

tions. Il ajouta que certaines plantes femelles, qu'il avait soustraites à l'influence du pollen, avaient produit des graines parfaites.

En répétant avec soin les expériences de Spallanzani, Volta (1) mit hors de doute que les graines obtenues dans ces conditions provenaient, soit de l'action de quelques fleurs mâles mélangées aux fleurs femelles, soit de l'isolement imparfait de ces dernières.

La théorie linnéenne se trouvait de la sorte appuyée par des expériences positives et rigoureuses. Néanmoins, plusieurs physiologistes allemands, Schelver (2) et Henschel (3), ont contesté ces résultats et se sont élevés avec force contre l'existence des sexes dans les végétaux. Mais cette opinion fut vivement combattue par Tréviranus (4), et, après lui, il est bien difficile de ne pas admettre comme une chose certaine, l'existence des sexes et la nécessité de la fécondation chez les végétaux phanérogames.

A l'ensemble des preuves réunies par Tréviranus, il convient d'ajouter encore les nouvelles expériences de Gœrtner (5) sur les fécondations hybrides. Les recherches d'Amici (6) et de Brongniart (7) ne laissaient plus subsister de doute sur la question, lorsque, dix ans plus tard, fut formulée une théorie embryogénique qui est, jusqu'à un certain point, la négation de la sexualité dans les plantes. Horkel et Schleiden (8), son neveu, les auteurs de cette théorie, soutiennent que l'embryon végétal existe en germe dans le grain de pollen, et qu'il se forme de l'extrémité du tube

(1) Volta. — *Mém. de l'Acad. de Mantoue*, T. I.

(2) Schelver. — *Kritik d. Lehre*, etc., 1812. Les titres complets de la plupart des travaux cités sommairement dans le texte se trouvent dans l'Index bibliographique placé à la fin de ce travail.

(3) Henschel. — *Uber d. Sexualitate*, etc., 1820.

(4) Tréviranus. — *Vermischte Schriften*, et *Die Lehre v. geschlechte*, etc.

(5) Gœrtner. — *Not. sur des expériences*, etc., 1827.

(6) Amici. — *Osservazioni microscopische*, etc., 1824.

(7) Brongniart. — *Génération et développement de l'embryon*, 1827.

(8) Schleiden. — *Formation de l'ovule et origine de l'embryon*.

pollinique lorsqu'il s'est logé à l'intérieur de l'ovule. Wydler (1), Geleznoff (2), Schacht (3) et Meyen (4) ont apporté à l'appui de cette théorie des observations personnelles qui ont pour but de prouver l'exactitude de la découverte de Schleiden.

Les conséquences de cette théorie dite *horkélienne* sont envisagées à des points de vue différents. Les uns y voient la négation absolue de la sexualité. D'autres, et notamment Wydler, disent que les plantes ne sont pas pourvues de deux sexes comme on l'avait cru jusqu'alors ; l'anthère, au lieu d'être l'organe mâle est au contraire l'organe femelle ; c'est un ovaire, et le grain de pollen est le germe d'une nouvelle plante.

Unger, lui, croit à deux sexes ; mais le pollen serait le germe femelle qui proviendrait du résultat d'une fécondation opérée dans l'anthère même.

Enfin, les travaux d'Hofmeister (5) sur le sac embryonnaire portèrent le dernier coup à la théorie des pollinistes, comme les avait appelés Bernhardi (6), et la lutte si passionnée qui eut lieu à ce propos se termina par le désistement des adversaires de la sexualité.

Le doute subsista pourtant encore pendant quelques années au sujet d'une plante découverte par Allan Cunningham (1829) à la Nouvelle-Hollande. Cette plante, cultivée dans le jardin de Kew, en Angleterre, fut reconnue pour une Euphorbiacée, et fut nommée par Smith *Cœlebogyne ilicifolia*. Elle présentait cette particularité singulière de donner des graines parfaites, bien qu'on n'eût jamais trouvé de fleurs pourvues d'étamines dans les spécimens cultivés à Kew. Il fut dès lors admis qu'on avait là un exemple incontestable

(1) Wydler. — *Formation de l'embryon.*
(2) Geleznoff. — *Bildung des Embryo.*
(3) Schacht. — *Entwick. des Embryo.*
(4) Meyen. — *Fécondation des végétaux.*
(5) Hofmeister. — *Die Entstehung d. Embryo* et *Neue Beiträge*, etc.
(6) Bernhardi. — *Formation des graines sans fécondation.*

de parthénogénèse. A ce sujet, furent publiés un certain nombre de travaux, les uns niant le fait et décrivant certains organes comme des étamines, les autres confirmant purement et simplement les observations premières. Enfin, M. Strasburger (1) a donné une solution précise à cette question si controversée, en montrant que les embryons du *Cœlebogyne* étaient adventifs et naissaient par gemmation du nucelle; il y a eu dans cette plante perte de la sexualité, et elle est alors dite *apogame*.

En résumé, on sait aujourd'hui que chez les Phanérogames, l'œuf est le résultat de la fusion d'un élément mâle avec un élément femelle : l'élément mâle est renfermé dans le grain de pollen, l'élément femelle dans une cavité particulière du nucelle, le sac embryonnaire. Nous avons donc à étudier dans ce travail : 1° le développement du sac pollinique et du pollen; 2° le développement de l'ovule et du sac embryonnaire; 3° le phénomène de la fécondation, d'où résulte la formation de l'œuf. Ces trois points feront l'objet d'autant de chapitres distincts.

(1) Strasburger. — *Befruchtung u. Zellth.*

CHAPITRE PREMIER

Développement du sac pollinique et du pollen

Dans ce chapitre, nous ferons d'abord l'étude morphologique et physiologique du pollen ; en second lieu, nous étudierons le développement et la structure du sac pollinique ; nous aurons ensuite à voir de quelle manière le pollen prend naissance et arrive à l'état parfait à l'intérieur du sac pollinique.

§ 1. Étude morphologique et physiologique du pollen

a. *Historique.*

Le nombre des travaux publiés sur la morphologie et la physiologie du pollen est considérable. Nous allons les passer rapidement en revue en résumant, en quelques mots seulement, les résultats importants de chacun d'eux.

Malpighi a avancé que les grains de pollen avaient des formes différentes dans les différentes plantes.

Grew distingue les grains de pollen lisses et ceux qui sont épineux ; parmi les premiers, il en figure de ronds, d'aplatis, de cylindriques et de cubiques.

Geoffroy (1) observa que la forme est constante pour chaque espèce ; que de plus les grains de pollen, dans la plupart des plantes, sont ovales et pourvus d'un ou plusieurs sillons longitudinaux.

(1) *Acad. des Sciences*, 1711.

Needham (1) paraît être le premier qui ait découvert le changement remarquable que subissent les grains de pollen par le contact de l'eau; il admet que les granules qui en sortent sont contenus dans une membrane très ténue. D'après cela, il regarde les grains de pollen comme formés de deux membranes.

Badcock (2) observe que les grains, avant de crever dans l'eau, excrètent une matière plus ou moins transparente et beaucoup plus ténue que celle qui se montre au moment de l'explosion.

Kœlreuter (3), dans ses premières recherches, admet que le grain de pollen est formé d'une enveloppe externe, épaisse et élastique, d'une membrane interne, mince, et d'un noyau celluleux. Il ajoute que les plantes qui ont entre elles certaines affinités ont ordinairement des grains de pollen semblables, mais que cette ressemblance des grains de pollen peut avoir lieu aussi entre des plantes très éloignées.

Gleichen (4) attaque Kœlreuter sur bien des points et nie l'existence de la membrane interne.

Kœlreuter (5) persiste dans ses premières assertions. Il donne comme preuve de l'existence de la membrane interne l'émission de bouchons membraneux observés dans plusieurs pollens placés dans l'eau.

Ludwig (6) présente une histoire des travaux faits jusqu'alors sur le pollen.

Hedwig (7) fait aussi des recherches sur l'organisation du pollen; il regarde le contenu du grain comme une matière mucilagineuse et non comme un tissu cellulaire, et n'admet qu'une seule membrane.

(1) Needham. — *Philos. trans.*, 1743 et *Nouv. observ. micr.*

(2) Badcock. — *Philos. trans.*, 1746.

(3) Kœlreuter. — *Vorlaufige Nachricht*, etc., 1761.

(4) Gleichen. — *Das Neueste ausdem*, etc., 1764.

(5) Kœlreuter. — *Dritte Fortsetzung*, etc.

(6) Ludwig. — *De pulv. antherarum*, 1778.

(7) Hedwig. — *Sammlung seiner Abhand*, etc.

Kœlreuter (1) publie encore de nombreux travaux sur l'organisation et les formes extérieures du pollen.

Puis, viennent les observations de Link (2), de Tréviranus (3), de Sprengel qui, en 1812, dans un ouvrage *sur la structure et la nature des plantes*, annonça le premier l'existence de trois plis sur les grains de quelques Dicotylédones, de Mirbel (4), de Rob. Brown (5) ; ce dernier auteur établit, dans sa description du *Rafflesia*, cette importante proposition que les grains de pollen ne se développent pas dans la cavité de l'anthère, mais dans des cellules spéciales, tandis que Turpin (6) soutenait une opinion tout à fait opposée.

En 1824, Amici publie des observations sur le pollen du Pourpier (7).

Le premier travail étendu qui ait été fait sur le pollen depuis Kœlreuter est celui de Guillemin (8), qui admet une seule membrane et qui classe les grains de pollen en deux groupes ; les grains lisses et non visqueux, et les grains épineux et visqueux.

Raspail (9) expose la structure et le développement du pollen d'une façon conforme à la théorie générale qu'il établit sur la manière dont se développe le tissu végétal.

Brongniart (10) arrive sur le mode de développement du pollen au même résultat que R. Brown ; il admet l'existence de deux membranes et considère les mouvements des granules comme indépendants des causes extérieures. Viennent ensuite de nouvelles

(1) Kœlreuter. — *Nova acta Acad. sc. petropolit.*, 1806.
(2) Link. — *Grundlehre d. Anat.*
(3) Tréviranus. — *Beitr. zur Pflanz.*, etc., 1811.
(4) Mirbel. — *Elem. de Bot.*
(5) R. Brown. — *Mém. sur le Rafflesia*, 1820.
(6) Turpin. — *Essai d'une Icon. vég.*
(7) Amici. — *Ann. Sc. nat.*, t. II, 1824.
(8) Guillemin. — *Rech. microsc. sur le pollen*, 1825.
(9) Raspail. — *Mém. Soc. d'hist. nat. de Paris*, III, 1826.
(10) Brongniart. — *Génér. et dével. de l'embryon*, 1827.

observations de Raspail (1), de Brongniart (2) et de R. Brown (3), qui n'apportent aucun fait nouveau.

La même année, Meyen (4) publia quelques observations sur les mouvements des granules : il nie l'existence d'une membrane interne et croit que la fovilla, à sa sortie, se durcit et forme ainsi un canal.

En 1830, Purkinjé (5) publie un travail important où il est surtout question de la structure de l'anthère.

Lindley (6), Brongniart (7), Ehrenberg (8), R. Brown (9) font d'importantes recherches sur le pollen extraordinaire des Orchidées et des Asclépiadées qui avait été jusque-là fort peu étudié.

Fritzche (10) fait paraître un premier travail sur les grains de pollen, et Tréviranus (11) publie des recherches qui s'accordent peu avec les observations faites avant lui.

Nous arrivons ainsi à l'important travail d'Hugo Mohl (12) sur le pollen ; il y étudie la structure des grains de pollen, leur développement à l'intérieur d'un tissu cellulaire, et il passe en revue d'une façon détaillée, les différentes formes que ceux-ci peuvent affecter.

Beaucoup plus tard, Schacht (13) publie un long mémoire sur le pollen : il fait une étude détaillée de la membrane et des ornements qu'elle présente, constate dans les grains des Conifères la

(1) Raspail. — *Mém. Soc. d'hist. nat. de Paris*, IV, 1828.
(2) Brongniart. — *Ann. Sc. nat.*, 1829.
(3) R. Brown. — *A account of microsc. obs.*, etc., 1828.
(4) Meyen. — *Anatom. phy. Untersuch.*, etc., 1828.
(5) Purkinje. — *De cellulis antherarum*, etc., 1830.
(6) Lindley. — *The gen. and species*, etc., 1830.
(7) Brongniart. — *Ann. Sc. nat.*, 1831.
(8) Ehrenberg. — *Ub. das Pollen d. Asclepiadeen*, etc., 1831.
(9) R. Brown. — *Observ. on the organ.*, etc., 1831.
(10) Fritzche. — *Beitrage z. Kenntniss*, etc., 1832.
(11) Tréviranus. — *Zeitschrift f. phy.*, etc., 1832.
(12) H. Mohl. — *Sur la structure et les formes*, etc., 1834.
(13) Schacht. — *Ueber d. Bau ein. Pollenkorner*, 1860.

présence de plusieurs cellules à l'intérieur, et dit quelques mots des grains composés.

Rosanoff (1) étudie les grains de pollen composés des Mimosées, et leur mode de formation.

Avec M. Van Tieghem (2) nous abordons la physiologie du pollen. L'auteur étudie le développement du tube pollinique dans des milieux artificiels, et recherche quelles sont les conditions extérieures d'où dépend la formation du tube pollinique.

En 1877, M. Strasburger (3) constate la formation de deux cellules à l'intérieur du grain de pollen des Angiospermes, et M. Elfving (4) confirme les résultats obtenus par ce savant, en les étendant à un plus grand nombre d'exemples.

La même année, M. Pakenham (Edgeworth) (5) étudie la forme du pollen dans un grand nombre de végétaux.

M. Strasburger (6) étudie à nouveau la formation des cellules filles dans le pollen des Gymnospermes et des Angiospermes : il arrive à ce résultat important que chez les Angiospermes, la cellule que l'on croyait être inactive et que l'on comparait à un prothalle est en réalité la cellule génératrice.

Les quelques travaux qui nous restent à citer ont trait à la physiologie du pollen.

M. de Planta (7) recherche la composition chimique du pollen du Noisetier. M. Van Tieghem (8) constate la production de l'*invertine* par le pollen en germination, et M. Mangin (9) étudie un certain nombre de phénomènes physiologiques qui se produisent pendant la germination du pollen.

(1) Rosanoff. — *Zur Kenntniss d. Baues und d. Entwick.*, etc., 1865.
(2) Van Tieghem. — *Rech. physiol. sur la végét. du pollen*, etc., 1871.
(3) Strasburger. — *Befrucht. und Zelltheilung*, 1878.
(4) Elfving. — *Studien ub. die Pollenkorner*, etc., 1879.
(5) Pakenham. — *Pollen illustrated* by 438 fig., 1877.
(6) Strasburger. — *Neue Untersuch. üb. d. Befrucht.*, etc., 1884.
(7) De Planta. — *Ub. die chemisch. Zusammensetzung*, etc., 1884.
(8) Van Tieghem. — *Inversion du sucre de Canne par le pollen*, 1886.
(9) Mangin. — *Rech. sur le pollen*, 1886.

b. — *Morphologie externe du pollen.*

1. *Organisation du pollen.* — Un grain de pollen est une cellule en état de vie ralentie, dans laquelle on distingue un protoplasme pauvre en eau, et une membrane cellulosique. Cette membrane fondamentale du grain reste rarement simple, car le plus souvent elle se divise en une couche extérieure fortement cutinisée, colorée, inextensible et imperméable ; elle est destinée à protéger le grain de pollen contre la dessiccation complète qui occasionnerait sa mort ; la couche interne incolore de nature cellulosique est perméable et extensible.

La présence de saillies réticulées à la surface de la couche externe avait fait dire à Hugo Mohl (1) qu'elle devait être regardée comme un organe composé de cellules ou de rudiments de cellules et d'un élément homogène qui les unit. Mais Fritzche (2) redressa l'erreur d'H. Mohl et donna à la membrane externe le nom d'*exine* et à la membrane interne celui d'*intine*. Dans quelques cas, la membrane du grain de pollen demeure mince et ne se différencie pas en deux couches ; il en est ainsi dans les *Zostera, Najas, Ruppia*, etc. Par contre, il arrive parfois que l'exine elle-même se divise en deux couches (*OEnothera*), de sorte que le grain paraît pourvu de trois membranes. D'après Schacht, il peut même arriver que la différenciation soit telle qu'elle amène la division de la membrane en quatre couches : exine, intexine, exintine et intine. Mais les deux expressions intermédiaires ont été abandonnées et on n'a maintenu que les deux dénominations de Fritzche.

2. *Etat de la surface.* — La surface du pollen est tantôt lisse et égale (*Phrynum*, *Strelitzia, Saccharum*, etc.), tantôt inégale et marquée de deux sortes d'accidents qui y dessinent des sortes de

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

sculptures ; certains de ces accidents sont en relief, d'autres sont en creux.

Lorsque la surface présente des accidents en relief, ce sont le plus souvent des épines plus ou moins saillantes (Fig. 1, II), ou des tubercules (III) ; parfois ces productions en saillie se présentent sous la forme de crêtes isolées ou anastomosées en réseau. Le plus souvent les grains épineux sont enveloppés d'une matière glutineuse, tandis que les grains lisses en sont dépourvus. Mais cette distinction, à laquelle Guillemin attachait une grande importance, présente bien des exceptions. Dans le Pin, le Sapin, le Cèdre, etc. ; chaque grain de pollen porte sur ses flancs deux ampoules pleines d'air, creusées dans l'épaisseur de l'exine (V).

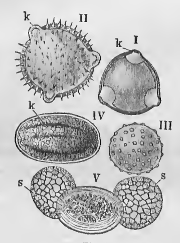


Fig. 1

I. Noisetier (*Corylus Avellana*) ; II. Tussilage (*Tussilago Farfara*) ; III. *Asarum europæum* ; IV. Hépatique (*Hepatica triloba*) ; V. Pin (*Pinus sylvestris*) ; grossis 300 fois ; *s* poches aérifères.

Les accidents en creux sont des espaces incolores où la membrane s'est moins épaissie que partout ailleurs. S'ils sont arrondis ce sont des *pores ;* s'ils se présentent sous forme de simples bandes longitudinales, ce sont des *plis* (Fig. 1, IV). Abstraction faite des

ornements en saillie de l'exine, on peut dire que la forme extérieure du grain dépend du nombre des pores et des plis, de la disposition qu'ils y affectent, et de la manière dont l'exine se comporte par rapport aux pores; tantôt s'amincissant simplement au-dessus des pores, tantôt y détachant une portion arrondie de sa propre substance qui se détache comme un couvercle (*Cucurbita*).

Le nombre des pores ou des plis est constant pour une même espèce, mais il varie d'une espèce à l'autre. Il peut y avoir un seul pore (Graminées, Cypéracées, *Anona*), tantôt deux (*Colchicum*, *Broussonetia*), trois (Onagrariées, Protéacées, *Cucumis sativus*), quatre (Balsamine, *Pistacia Terebinthus*) ou un plus grand nombre, soit épars (Malvacées, Convolvulacées, Cucurbitacées, *Cobœa*, etc.), soit situés à l'équateur du grain (Aulne, Bouleau, Orme, *Plantago lanceolata*, etc). Certains grains de pollen ont un seul pli (la plupart des Monocotylédones, *Myristica cerifera*, *Magnolia grandiflora*, *Nymphœa alba*), ou deux (Dioscoréacées, *Calycanthus floridus*, *Amaryllis undulata*, *Justicia*, etc), ou trois (un grand nombre de Dicotylédones), quatre (*Solanum tuberosum*, *Sideritis scordioides*), six (la plupart des Labiées et des Passiflorées), un grand nombre (Rubiacées, *Penea*, *Sesamum*). Parfois le grain présente à la fois des pores, et des plis (Dipsacées, Synanthérées, Mélastomacées, Lythracées, etc.). Enfin il existe des grains qui n'ont ni pores ni plis (beaucoup d'Aroïdées et d'Euphorbiacées, *Canna indica*, *Musa*, *Ranunculus*, *Phlox*, *Tribulus terrestris*, etc.).

L'intine qui est de la cellulose non modifiée offre souvent, en face des pores (Fig. 1, I) ou des plis, des épaississements cellulosiques destinés à être utilisés pour le développement ultérieur du grain de pollen. Nous verrons même, en étudiant le développement de la membrane du pollen, que dans certains grains (*Œnothera biennis*), l'intine n'existe qu'en face des trois pores et manque sur tout le restant de la surface.

3. *Formes du pollen.* — Les formes que peuvent affecter les grains de pollen sont des plus variées et ont été décrites en détail par Fritzche, H. Mohl et Pakenham. Le plus souvent ils sont sphériques ou ellipsoïdes, quelquefois triangulaires (Œnotheracées) ou cubiques (*Basella*) : ils affectent plus rarement la forme de tétraèdres (*Corydalis lutea*) ou de dodécaèdres (*Fumaria spicata*, *Rivina humilis*, *Cichorium Intybus*). Mais ceux qui ont l'aspect le plus étrange sont assurément les grains de pollen de *Zostera*, parce qu'au lieu de la forme arrondie ordinaire, ils s'allongent en longs tubes, minces, placés parallèlement côte à côte à l'intérieur de la loge.

Généralement tous les grains de pollen d'une espèce ont la même forme ; cependant, on peut trouver, quoique très rarement, deux ou trois formes différentes pour la même espèce.

4. *Dimension.* — La dimension des grains est des plus variables. Les uns sont relativement très gros, comme ceux de la Courge, de la Belle de nuit, du *Lavatera* qui ont 200 μ de diamètre ; ceux de Fumeterre ont 40 μ de diamètre, tandis que ceux du *Ficus elastica* n'ont que 7,55 μ de diamètre. Les plus petits connus sont les grains du *Myosotis alpestris* qui n'ont que 5,5 μ de longueur sur 2,75 μ de largeur.

5. *Coloration.* — Le pollen est généralement de couleur jaune ; néanmoins sa couleur peut varier quelquefois dans un même genre. Ainsi il est jaune dans le *Lilium candidum*, jaune safran dans le *L. croceum*, rouge dans le *L. chalcedonicum*, brun rouge dans le *L. fulgens*. Il est de couleur bleuâtre dans certains *Epilobium*, presque blanc dans l'*Actæa* et le *Richardia*.

6. *Grains composés.* — Au sortir du sac pollinique, les grains de pollen sont le plus souvent isolés les uns des autres, mais

parfois, après avoir été mis en liberté, ils demeurent soudés quatre par quatre en formant des tétrades (Ericacées, *Typha*, *Anona*) : ce sont déjà des grains composés. Des grains plus composés encore existent dans les Mimosées et les Orchidées, où on observe d'ailleurs en même temps des grains simples. Chez la plupart des Orchidées et les Asclépiadées, tous les grains d'un sac pollinique ou de deux sacs voisins sont soudés en une pollinie. Chez les Orchidées (1), on trouve des grains simples (*Cypripedium*), des tétrades (*Neottia*), des massules, c'est-à-dire de petites masses polliniques résultant de la réunion de tous les grains issus d'une même cellule mère primordiale (*Orchis*, *Ophrys*), et des pollinies (*Vanda*, *Malaxis*).

Chez les Mimosées (2), on trouve des grains simples (*Desmanthus virgatus*, *D. plenus*, *D. strictus*, *Mimosa agrestis*, *M. glauca*, *Acacia leucocephala*, etc.), ou des grains réunis en tétrades (*Mimosa pudica*, *M. casta*, *M. hirsuta*, etc.) ; ou bien chaque sac pollinique renferme huit grains composés, formés chacun d'un

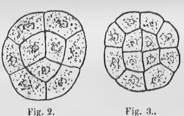


Fig. 2. Pollen d'*Acacia rutæfolia*. Fig. 3. Pollen d'*Acacia alata*.

multiple de quatre grains, c'est-à-dire, tantôt de huit (*Acacia undulata*, *A. cordifolia*, *A. paradoxa*, *Inga trigemina*), tantôt de douze (*Acacia rutæfolia*, Fig. 2, *A. pentadenia*, etc.), ou de seize (*A. Julibrissim*, *A. alata*, Fig. 3, *A. prostrata*, *A. stricta*, etc.), enfin de trente-deux à trente-six (*Inga spectabilis*).

(1) REICHENBACH. — *De pollinis Orchidearum genesi.*
(2) ROSANOFF. — *Loc. cit.*

7. *Pollen simulé.* — Il convient de signaler, en terminant cette étude de morphologie externe du pollen, la présence dans certaines plantes de certains éléments que Janse a désignés sous le nom de pollen simulé. Dans le *Maxillaria Lehmani*, la partie moyenne du labelle est couverte d'une masse jaune pulvérulente, présentant l'apparence d'une couche de pollen ; cette masse est formée par des poils multicellulaires de différentes longueurs. L'auteur pense que cette apparence de pollen a pour but de servir d'appât aux Abeilles et de les attirer au lieu et place du nectar qui manque chez cette espèce ; la fécondation par les insectes serait ainsi assurée.

c. — *Morphologie interne du pollen*

La cavité du grain de pollen est entièrement remplie par une masse de protoplasme, remarquable par la petite quantité d'eau qu'il contient et renfermant un noyau et des matières de réserve : grains d'amidon, gouttelettes d'huile, sucre, etc. C'est là l'organisation qu'il possède au début ; mais un peu plus tard sa structure se complique de la manière suivante.

Chez les Gymnospermes (1), le grain se divise par une cloison courbe en deux cellules, une grande et une petite (Cyprès, If, Thuia,



Fig. 4.
Pollen de Pin.



Fig. 5.
Pollen de *Tradescantia*.

Pin, Fig. 4); quelquefois la grande cellule se partage à son tour par une deuxième cloison courbe, en une grande cellule et une petite

(1) Strasburger. — *Ueb. Befrucht. u. Zellth.*, etc., et Elfving, *Studien üb. d. Pollenk.*, etc.

qui s'appuie sur la première (Sapin, Épicéa). Il peut même se faire une troisième petite cellule encore aux dépens de la grande (*Larix europœa*, *Ceratozamia*). En étudiant le développement du pollen, nous verrons quelle est la signification qu'il faut donner à ces petites cellules ainsi formées à l'intérieur de la grande. Disons seulement tout de suite que la grande cellule est la *cellule génératrice*, tandis que les petites cellules sont des *cellules végétatives*.

Chez les Angiospermes, le noyau du grain de pollen se divise en deux noyaux, qui sont séparés par une membrane courbée en forme de verre de montre, et qui s'applique contre la membrane du grain en enveloppant un des noyaux avec une petite quantité de protoplasme (Fig. 5). Plus tard, cette petite cellule se sépare de la membrane du grain de pollen et devient libre à l'intérieur de la grande. En même temps, le plus souvent elle s'étire et prend la forme d'un fuseau ou d'un croissant (Fig. 6). Elfving (1) avait cru voir que dans quelques cas il se produisait encore une ou deux divisions ultérieures, mais nous verrons qu'il y a eu là de sa part une erreur d'interprétation.

La comparaison de ces grains de pollen avec ceux des Gymnospermes a fait croire pendant longtemps que la petite cellule devait

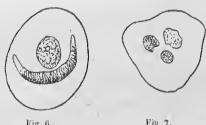


Fig. 6. Pollen de *Pæonia*. Fig 7. Pollen de *Papaver bracteatum*.

être regardée comme la cellule végétative, mais M. Strasburger (2) a montré que c'était en réalité la cellule génératrice, car c'est son

(1) *Loc. cit.*

(2) Strasburger. — *Neue Untersuch.* etc.

noyau seul qui joue un rôle actif dans la fécondation. La grande cellule dont le noyau disparaît plus ou moins tard est en réalité végétative.

Les noyaux de ces deux cellules peuvent se distinguer le plus souvent avec beaucoup de facilité par leurs caractères extérieurs et par la différence de coloration qu'ils présentent avec certains réactifs. Le vert de méthyle acétique colore très fortement le noyau générateur, très peu au contraire le noyau végétatif. Cependant ce n'est pas là un fait général, car chez beaucoup de Dicotylédones (Caryophyllées, Malvacées, Géraniacées, Cactées, Rosacées, Convolvulacées, Scrophulariacées), les deux noyaux se colorent faiblement : il en est de même parmi les Monocotylédones, chez l'*Hemerocallis fulva*, où le noyau générateur est à peine coloré, ce qui avait fait croire qu'il se dissolvait.

Après la division du grain de pollen en deux cellules, les deux jeunes noyaux sont semblables; mais on ne tarde pas à voir se produire entre eux certaines différences, qui vont s'accentuant avec le temps. Le noyau végétatif devient plus gros que le noyau générateur, et il continue même à s'accroître après que celui-ci a atteint sa dimension définitive qui est toujours assez faible. A cette augmentation de volume correspond une diminution dans le pouvoir colorant. Le noyau générateur, au contraire, offre un peloton à gros filaments, et il est rarement pourvu d'un nucléole, tandis que le noyau végétatif renferme un réseau délicat et un gros nucléole (Fig. 6). Cependant les deux noyaux peuvent renfermer un nucléole (Orchidées), mais le nucléole du noyau générateur est toujours plus petit que celui du noyau végétatif. Il peut même arriver (*Erodium cicutarium*) qu'il existe un nucléole dans le noyau générateur et qu'il n'y en ait pas dans le noyau végétatif.

Chez beaucoup de Monocotylédones et de Dicotylédones, le noyau générateur se divise encore une fois à l'intérieur même du grain de pollen (Fig. 7), et cette division précoce du noyau générateur est caractéristique pour beaucoup d'espèces, et on peut la rencontrer

dans des familles entières (Graminées, Cypéracées, Joncacées, Ombellifères, Borraginées, etc.). Dans les Aroïdées, on trouve soit deux noyaux générateurs (*Arum ternatum*), soit un seul (*Pothos*, *Monstera*). Dans le *Papaver bracteatum*, on en trouve tantôt deux (Fig. 7), tantôt un seul.

Quant au noyau végétatif, il ne se divise jamais. Elfving (1) avait cité les Cypéracées, comme exemple de cette division, mais il avait pris pour de nouvelles cellules trois des grains de la tétrade qui avortent, un seul arrivant à complet développement.

d. — *Physiologie du pollen.*

1. *Composition chimique du pollen.* — Le pollen a été peu étudié au point de vue de sa composition chimique. Giraud avait analysé le pollen de l'*Antirrhinum majus*, et y avait trouvé « de l'alcali et des cristaux de phosphate de chaux ».

M. de Planta a donné une étude chimique très détaillée du pollen du *Coryllus Avellana* (1). Au printemps, le pollen renferme 9 °/₀ d'eau et 5 °/₀ d'azote.

Voici l'évaluation approximative de la substance desséchée du pollen :

Matières azotées.................	31.63
Matières dépourvues d'azote	64.36
Cendres	4.01
	100.00

Les substances qui renferment de l'azote sont : la globuline, les peptones, l'hypoxanthine, des amides. Ce qui est plus net et aussi plus intéressant, c'est la présence du saccharose ; on n'y trouve pas de glucose, de sorte que le sucre qui se trouve en réserve dans le pollen, et qui doit contribuer en partie au premier développement du tube pollinique, est du sucre qui n'est pas directement assimila-

(1) *Loc. cit.*

(1) De Planta. — *Ueb. die chemische*, etc.

ble. Le sucre de Canne se trouve dans ce pollen dans la proportion de 7 %; on y trouve encore 5 % d'amidon.

Les autres matières dosées et mises en évidence par l'auteur sont : 1° des matières colorantes dont on pourrait distinguer deux sortes dans le Noisetier; 2° la cuticule, 3 %; 3° des corps cireux; 4° des acides gras, 4 %; 5° de la cholestérine; 6° une substance amère résineuse.

On trouve encore dans le pollen de l'invertine, dont la présence a été mise en évidence par M. Van Tieghem (1). En effet, lorsqu'on fait germer des grains de pollen dans une dissolution de sucre de canne à 10 %, on ne tarde pas à constater que le liquide filtré réduit la liqueur cupro-potassique. Pour savoir si l'invertine qui a ainsi agi préexiste dans le pollen mûr, ou si elle s'y forme pendant sa germination, on additionne le liquide de culture de quelques gouttes de chloroforme. Celui-ci interdit toute germination des grains de pollen, mais n'empêche pas l'invertine d'agir sur le sucre de Canne. Après vingt-quatre heures, le liquide réduit la liqueur cupro-potassique. L'invertine existe donc toute formée dans les grains de pollen mûrs et s'y trouve en proportion considérable.

2. *Germination du grain de pollen. Tube pollinique.* — Lorsque le grain de pollen, jeté dans le milieu extérieur, trouve réunies un certain nombre de conditions dont il sera question tout à l'heure, il sort de la vie latente et passe à l'état de vie active. Le protoplasme, absorbant une certaine quantité d'eau, se gonfle, et ne peut bientôt plus rester emprisonné dans l'enveloppe inextensible de cutine; il pousse alors devant lui la membrane interne par un pore ou par un pli et s'allonge en un tube grêle, qui croît par son extrémité, sans jamais se cloisonner ni se ramifier: ce tube grêle est le tube pollinique. Au fur et à mesure que ces

(1) Van Tieghem. — *Inversion du sucre de Canne*, etc.

tubes s'allongent, le protoplasme, les noyaux et les réserves s'y introduisent, abandonnant en partie la cavité du grain.

Au sommet du tube, le protoplasme forme une masse homogène et pleine; un peu plus en arrière, il est creusé de cavités plus ou moins grandes, remplies de suc cellulaire. Plus loin encore le tube est vide et ne renferme plus qu'un liquide hyalin. En même temps, de loin en loin, la partie pleine du tube se sépare de la partie vide par des dépôts qui forment des sortes de bouchons souvent d'une grande longueur. Ils se colorent en bleu comme les parois cellulaires, d'où on avait conclu qu'ils étaient formés de cellulose. Telle n'est pas l'opinion de M. Degagny (1), qui, en traitant ces dépôts par le bleu de méthylène, a constaté qu'ils se coloraient en bleu comme les autres matières protoplasmiques. Donc cette substance participerait à la fois des propriétés de la cellulose et de celles du protoplasme. L'auteur en conclut que les dépôts seraient formés de matières hydrocarbonées comparables à la cellulose et imprégnées de matières azotées.

Voyons maintenant comment se comportent les noyaux à l'intérieur du tube pollinique. Chez les Gymnospermes, c'est la grande cellule, c'est-à-dire la cellule génératrice qui fournit le tube pollinique, la cellule vegétative ou les cellules végétatives demeurant inactives. Le noyau de la cellule génératrice passe dans le tube pollinique et se porte à l'extrémité; chez les Abiétinées ce noyau présente une seule bipartition; chez les Cupressinées un des noyaux générateurs dérivés se divise à nouveau.

Chez les Angiospermes, c'est la grande cellule, c'est-à-dire la cellule végétative qui fournit le tube pollinique dans lequel ne tardera pas à pénétrer le noyau générateur, ou les deux noyaux générateurs si la bipartition s'est déjà produite dans le grain de pollen, comme nous avons vu le fait se produire très souvent. Le noyau végétatif passe ainsi dans le tube, tantôt avant (Fig. 8, I), tantôt après le noyau générateur; il n'y a pas à ce point de vue de règle absolue.

(1) Degagny. — *Sur le tube pollinique*, etc.

Lorsque le noyau générateur est simple au moment de sa pénétration dans le tube pollinique, c'est dans celui-ci qu'il se divise, et on peut considérer cette division comme très générale(*n g*, Fig. 8, II).

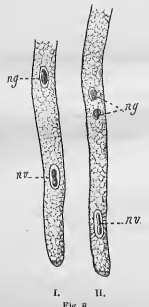


Fig. 8.
Tubes polliniques du *Vanilla aromatica.*

Elle s'effectue plus ou moins tard, voilà tout. Les stades de la division qui se produisent soit à l'intérieur du grain, soit à l'intérieur du tube, montrent les figures de la karyokinèse (Fig. 9, I).

C'est un fait général qu'il se produit une seule bipartition du noyau générateur. Elfving a pourtant observé que dans le pollen de l'*Andropogon campestris*, le nombre des noyaux générateurs pouvait être de trois. M. Strasburger a lui-même observé une nouvelle bipartition des deux noyaux générateurs dans les tubes polliniques de quelques espèces (*Ornithogalum* et *Scilla nutans*), au moment où ils se préparaient à pénétrer dans l'ovule. On trouve alors quatre noyaux générateurs au lieu de deux.

Il résulte encore des observations de M. Strasburger (1) que les noyaux générateurs, quel que soit leur nombre, ne disparaissent jamais à l'intérieur du tube pollinique et qu'ils pénètrent jusque dans l'intérieur de l'ovule.

Il en est tout autrement du noyau végétatif qui disparaît toujours, tantôt de très bonne heure, tantôt très tard. Ainsi chez les Monocotylédones, bien que ce noyau présente une simplification des plus grandes à l'intérieur du grain de pollen, il peut être suivi jusque sur l'ovule, et dans quelques cas même (*Ornithogalum*), il persiste presque jusqu'au moment de la fécondation.



Fig. 9.
Tubes polliniques du *Monotropa*.

Chez les Dicotylédones, au contraire, le noyau végétatif se dissout de très bonne heure (Fig. 9, II), de sorte qu'on ne trouve à l'intérieur du tube que les deux noyaux générateurs (III). Du reste, on peut dire qu'ici la dissolution du noyau végétatif coïncide plus ou moins avec la division du noyau générateur. C'est là un fait très important à

(1) Strasburger. — *Neue Untersuch*, etc.

connaître, car on pourrait croire que les noyaux générateurs sont, l'un le noyau végétatif, et l'autre le noyau générateur qui serait resté indivis.

3. *Conditions de milieu nécessaires à la germination.* — Les conditions de milieu nécessaires à la germination du grain de pollen ont été déterminées par M. Van Tieghem (1), en faisant développer des grains de pollen dans un milieu artificiel. Des grains recueillis au sortir de l'anthère et placés dans une atmosphère limitée sont demeurés inactifs; placés dans l'eau privée d'air et à une température convenable, ils se gonflent tout en restant inaltérés. Il en est de même si on les place dans de l'eau aérée, mais maintenue à une basse température. Donc, avec seulement deux des conditions que nous venons d'énumérer, air et chaleur sans eau, ou eau et chaleur sans air, ou encore eau et air sans chaleur, les grains de pollen ne donnent pas de tube pollinique. Mais si l'on réunit les trois conditions, et si l'on place le pollen dans de l'eau aérée et à une température de 20° en moyenne, il ne tarde pas à émettre un tube pollinique dont la longueur peut être très grande. Ainsi donc les conditions de milieu qu'il a fallu réaliser ici pour obtenir ce résultat sont précisément celles de la germination : le grain de pollen germe donc comme une spore de Mousse ou de Fougère, et le développement du tube pollinique est ainsi une véritable germination.

Si maintenant l'on met dans l'eau des matières minérales susceptibles d'être consommées par le pollen, en un mot, si l'on nourrit le tube pollinique, on verra qu'il sera susceptible d'acquérir une longueur beaucoup plus grande. D'où il résulte que le tube pollinique n'est pas une simple extension de la membrane interne, mais une véritable nutrition de cette membrane.

4. *Durée du pouvoir germinatif.* — La durée du pouvoir germi-

(1) Van Tieghem. — *Rech. physiol. sur le pollen*, etc.

natif a été étudiée par M. Mangin (1) en cultivant le pollen dans un milieu artificiel solide, formé de gélose ramollie et dissoute dans l'eau à 100°, à laquelle il incorporait des substances nutritives variées. Il a trouvé que la durée de la propriété germinative était très variable, et de plus, les résultats obtenus ne permettent pas d'établir une relation entre la conservation de cette propriété et la nature des fleurs (cleistogamie, dichogamie). Ainsi le pollen de Pervenche, plante à fleurs cleistogames, conserve son pouvoir germinatif pendant soixante jours, bien que les fleurs ne persistent que pendant un mois environ. On peut cependant conclure que la durée est très courte chez les plantes qui fleurissent longtemps (*Cerastium vulgatum*, *Rumex acetosella*).

Durée de la faculté germinative :

Oxalis acetosella........	1	jour.
Cerastium vulgatum......	3	—
Rumex acetosella........	5	—
Plantago major..........	12	—
Papaver Rhœas.........	20	—
Polygonatum vulgare.....	30	—
Atropa Belladona........	34	—
Vinca minor...........	55	—
Agraphis nutans........	70	—
Narcissus pseudo-Narcissus	80	—

Lorsque les conditions de milieu sont favorables, tantôt la germination commence aussitôt (*Plantago major*, Coquelicot, Pervenche), tantôt la germination n'a lieu que plusieurs heures et même plusieurs jours après le semis (*Pinus sylvestris*, *Picea excelsa*). Il arrive alors que la germination présente un optimum de rapidité qui a lieu au bout d'un certain nombre de jours après la

(1) Mangin. — *Rech. sur le pollen.*

récolte ; pour l'Épicéa, cet optimum aurait lieu quarante jours après la récolte. On constate en outre que certaines plantes cleistogames ou dichogames protogynes (Plantain) sont pourvues d'un pollen à germination rapide, tandis que certaines plantes dichogames, protandres ou unisexuées ont un pollen qui germe tard (Épicéa, Peuplier, Chêne.)

La lumière diffuse a une influence sur la rapidité du phénomène, qui est, suivant les cas, très variable. Certains pollens (*Vinca major*) germent plus vite à l'obscurité qu'à la lumière; c'est tout le contraire chez le *Yucca gloriosa*, le Coquelicot. La Capucine est indifférente à cette action. Ainsi le pollen de *Nymphœa alba* a donné les résultats suivants :

	Longueur des tubes polliniques, en divisions du micromètre oculaire.	
Durée de la germination.	Obscurité.	Lumière.
Au bout de 5 heures	Pas de germination	
— 18 —	15 à 20	5 à 8
— 30 —	40 60	10
— 45 —	70 80	12

5. *Étude des échanges gazeux pendant la germination.* — M. Van Tieghem avait déjà montré que pendant la consommation de ses réserves, le pollen absorbait de l'oxygène et dégageait de l'acide carbonique, mais on ignorait les variations que ces échanges subissent et l'influence que les matières nutritives exercent sur eux. M. Mangin a étudié ces deux points de la question. En faisant germer des grains de pollen sur de la gélose pure, de manière qu'ils ne puissent utiliser que leurs réserves, l'auteur a pu formuler les conclusions suivantes :

1° « Le rapport des gaz échangés s'abaisse graduellement depuis le début de la germination. »

2° « La quantité du gaz absorbé ou du gaz dégagé décroît aussi graduellement jusqu'à la mort de la cellule. »

Citons à titre d'exemple les nombres suivants :

NARCISSE		AULNE	
Après 5 heures	$\frac{co^2}{o} = 0,99$	Après 17 heures	$\frac{co^2}{o} = 1,31$
9 —	$\frac{co^2}{o} = 0,88$	25 —	$\frac{co^2}{o} = 1,45$
25 —	$\frac{co^2}{o} = 0,86$	39 —	$\frac{co^2}{o} = 1,07$
32 —	$\frac{co^2}{o} = 0,76$	49 —	$\frac{co^2}{o} = 1,08$

En consultant ces deux tableaux, on voit que la proportion d'acide carbonique dégagé par heure décroît graduellement.

co^2 dégagé par heure

	Narcisse	Aulne
	0,88 pour 100	0,30 pour 100
	0,42 —	0,15 —
	0,12 —	0,20 —
	0,07 —	0,13 —

Voyons maintenant quelle est la variation des gaz échangés avec la nature du milieu nutritif. Lorsque le pollen est mis à germer dans un milieu renfermant des substances nutritives, il consomme ses réserves et en même temps les substances avec lesquelles il est en contact. Or, l'expérience montre de nombreuses différences dues à la nature des réserves du pollen. Ainsi, le pollen du Bouleau renferme une grande proportion d'amidon de réserve ; tandis que dans le Narcisse, au contraire, les réserves nutritives sont formées par des sucres. Or, la germination donne pour ces espèces des résultats différents, ainsi que le montrent les chiffres suivants :

BOULEAU

Pollen semé sur de la gélose additionnée de saccharose, 4 cg. 25	Pollen semé sur de la gélose et de la dextrine, 4 cg. 5
$\frac{co^2}{o} = 0,81$	$\frac{co^2}{o} = 0,82$
$\frac{co^2}{o} = 0,91$	$\frac{co^2}{o} = 0,93$
$\frac{co^2}{o} = 0,78$	$\frac{co^2}{o} = 0,83$
$\frac{co^2}{o} = 0,75$	$\frac{co^2}{o} = 0\ 83$

En examinant ces deux tableaux, on voit que le rapport des gaz échangés est le même avec le saccharose ou la dextrine et la quantité absolue de co^2 dégagé est la même, puisque 4 cg. 25 de pollen en ont dégagé 7^{mm} 52 sur le saccharose, soit 1/566 de leur poids, et sur la dextrine 4 cg. 5 de pollen ont dégagé 9^{mm} 92 d'acide, soit 1/508 de leur poids.

Le Narcisse donne les chiffres suivants :

Pollen semé sur de la gélose et du saccharose, 2 cg.	Pollen semé sur de la gélose pure, 2 cg. 5
$\frac{co^2}{o} = 0.99$	$\frac{co^2}{o} = 0,99$
$\frac{co^2}{o} = 1,10$	$\frac{co^2}{o} = 0,88$
$\frac{co^3}{o} = 1,24$	$\frac{co^2}{o} = 0,86$
$\frac{co^2}{o} = 1,50$	$\frac{co^2}{o} = 0,76$

Par ces chiffres, on voit que la germination du pollen de Narcisse est sous la dépendance du substratum nutritif, car le

rapport $\frac{co^2}{o}$ reste inférieur à 1 sur la gélose, il est supérieur à l'unité sur le saccharose. En outre, on constate que la proportion de $\frac{co^2}{o}$ dégagé est faible avec le pollen germant sur la gélose et qu'elle devient considérable avec le pollen germant sur le saccharose.

On peut tirer de ces résultats les conclusions suivantes : 1° la germination des grains de pollen riches en amidon est indépendante du substratum nutritif; 2° le pollen dépourvu d'amidon ne germe bien que dans des milieux renfermant du saccharose ou du glucose.

§ 2. Développement et structure de l'anthère.

Les étamines apparaissent sur le réceptacle floral comme autant de petits mamelons séparés. En grandissant, chaque mamelon se comprime d'arrière en avant pour former l'anthère où se dessine un sillon médian. La base demeure grêle et constituera plus tard le filet. Chaque moitié de l'anthère, dans la très grande majorité des plantes, ne tarde pas à présenter latéralement un sillon qui la subdivise à son tour en deux parts; les deux renflements allongés ainsi constitués sont les deux futurs sacs polliniques. A ce moment, l'anthère a acquis la forme générale ; c'est à l'intérieur seulement que se passe tout le travail de différenciation qui doit aboutir à la formation du pollen et à la déhiscence des sacs polliniques.

1. *Développement des sacs polliniques.* — Tout au début, le parenchyme de l'anthère est homogène, mais dès qu'elle présente à l'extérieur les quatre renflements longitudinaux qui correspondent à ses quatre futures logettes, le travail de différenciation commence dans le tissu interne pour aboutir à la formation des sacs

polliniques. Ce travail porte exclusivement sur l'assise sous-épidermique que Warming désigne sous le nom de périblème (1). Au fond du sillon qui sépare les quatre renflements longitudinaux, cette assise reste simple ou se divise peu. Mais au pourtour de ces mêmes renflements, ses cellules se dédoublent par une cloison tangentielle, (Fig. 10 et 13) et ce sont les cellules du rang interne, reconnaissables à l'épaississement de leur parois et à leur richesse en protoplasme, qui donneront naissance aux grains de pollen. Ce sont les *cellules mères primordiales* du pollen (*p p*). En même temps, les cellules du

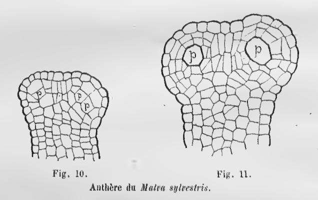


Fig. 10. Fig. 11.
Anthère du *Malva sylvestris*.

rang externe se divisent par une cloison tangentielle et donnent ainsi au moins deux couches concentriques (Fig. 11 et 14). Parfois le nombre des cloisons tangentielles est plus grand, et l'on peut avoir trois ou quatre assises de cellules. Les choses en étant arrivées à ce point, la couche de cellules qui entoure la masse des cellules mères du pollen subit une division qui donne naissance à une nouvelle assise formant autour des cellules mères une sorte de sac continu (Fig. 2, *tt*). Nous avons donc, en prenant le cas le plus simple et en allant de l'extérieur à l'intérieur, les éléments suivants : 1° l'épiderme, 2° trois assises intermédiaires, 3° l'assise des

(1) Warming. — *Ueb. Pollenbild. Phyl.*

cellules primordiales. Etudions le développement ultérieur de chacune de ces assises.

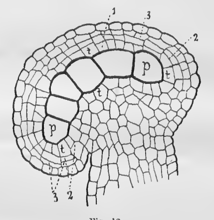


Fig. 12.
Anthère du *Malva sylvestris*.

Les cellules mères primordiales du pollen (*pp*) subissent des cloisonnements ultérieurs à la suite desquels se constituent les cellules mères proprement dites.

Ce cloisonnement peut être horizontal et radial, de sorte que les cellules mères sont finalement disposées en une seule assise en

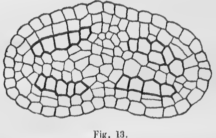


Fig. 13.
Anthère d'*Orchis maculata*.

forme d'arc (*Datura*, *Mentha*, *Chrysanthemum*). Ailleurs, le cloisonnement s'effectue dans les trois directions, et les cellules

mères forment un massif cylindrique (*c m*, Fig. 16.) (*Symphytum, Scrophularia, Campanula*). Dans les Orchidées, les cellules mères primordiales se divisent suivant des plans rectangulaires, (Fig. 14.)

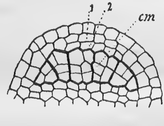


Fig. 14.
Anthère d'*Orchis maculata*.

et on peut reconnaître facilement les éléments qui dérivent de chacune d'elles. Chacun des groupes (*c m*, Fig. 14 et Fig. 15), dont

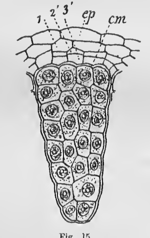


Fig. 15.
Anthère d'*Orchis maculata*.

le nombre correspond à celui des cellules mères primordiales, se reconnaît à la cloison externe qui s'épaissit. C'est ainsi que se forment les massules des cellules mères de pollen des Orchidées.

Le plus souvent, comme on vient de le voir, les cellules mères primordiales forment le long de chaque renflement une couche parallèle à l'épiderme. Mais on avait admis avant Warming que dans chaque bourrelet de l'étamine se trouvait *une seule file de cellules mères primordiales*, qui, par divisions répétées, donnait un massif allongé de cellules mères (1). C'était là une erreur, et on ne trouve cette disposition que dans quelques cas peu nombreux (Malvacées, (Fig. 12.), Composées). Les Orchidées, qui d'après Hofmeister (2) se trouvaient dans ce cas, présentent aussi une assise de cellules mères primordiales.

Lorsque l'anthère présente plus ou moins de sacs polliniques, les cellules mères se montrent de même en autant de groupes séparés qu'il y aura de sacs dans l'anthère : deux dans les Malvacées, huit dans le *Zannichellia* et les Mimosées, un grand nombre chez le Gui ou les Cycadées. Chaque groupe peut se réduire à une seule cellule mère (divers *Acacia* et *Mimosa*). Il nous restera à voir à la suite de quels phénomènes ultérieurs les grains de pollen se forment à l'intérieur des cellules mères.

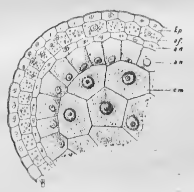


Fig. 16. — Anthère de Fritillaire.

L'assise la plus interne que Warming appelle le *tapis*, et qui peut être regardée comme formant l'épithélium du sac pollinique,

(1) Nägeli. — *Zur. Entwick. d. Pollens*, etc.
(2) Hofmeister. — *Neue Beiträge*, etc.

présente des caractères tout à fait particuliers. Les cellules de cette assise se divisent plus fréquemment que les autres, deviennent de la sorte cubiques, puis s'allongent dans le sens radial (an^1, Fig. 16). Comme cette assise est transitoire, ainsi qu'on le verra par la suite, elle avait échappé à beaucoup d'observateurs. Son existence fut pourtant reconnue par Brongniard en 1826, et par Mirbel en 1832. Elle fut ensuite signalée par Schleiden, Wimmel et sérieusement étudiée par M. Chatin (1). Il faut compter la coloration parmi les caractères de cette assise, qui a des rapports étroits avec la coloration du pollen dont elle entoure la masse. Elle est ordinairement jaune ; mais elle peut aussi prendre des colorations différentes : fauve (*Asclepias*), verdâtre (*Ulex*), orangé (*Tropæolum*), bleue (*Anemone*), rose (*Knautia orientalis*), rouge brun (*Pyrus domestica*). A l'intérieur des cellules, existe un protoplasme épaissi, des corps gras souvent réunis en gouttelettes, du mucilage et du sucre. Cette assise interne, dont la fonction est de servir à la nourriture et à l'accroissement des grains de pollen, se détruit d'assez bonne heure.

L'assise moyenne (an^2, Fig. 16), d'abord comprimée par le développement de la précédente, se détruit comme elle, mais sans prendre aucun caractère particulier.

L'assise externe, immédiatement en contact avec l'épiderme, (*af*, Fig. 16), se distingue tout d'abord des autres par la quantité considérable d'amidon qu'elle renferme. En même temps, au fur et à mesure qu'elle consomme l'amidon emmagasiné dans ses cellules, elle épaissit ses membranes en forme de bandes diversement disposées : tantôt en arceaux, tantôt en spirales simples et croisées (*af*, Fig. 17), parfois en lanières isolées ou groupées soit en forme d'U (*Malva*), soit en présentant la disposition en griffe comme l'appelle M. Chatin. Ces cellules, ainsi pourvues d'ornements variés, sont souvent désignées par le nom de cellules fibreuses. Il faut

(1) CHATIN. — *De l'Anthère.*

ajouter que cette assise est permanente : elle formera donc avec l'épiderme la paroi du sac pollinique après la disparition des assises sous-jacentes (Fig. 17), seulement il peut se faire qu'il y ait plus d'une assise fibreuse : ainsi on peut en trouver deux (*Hyosciamus*,

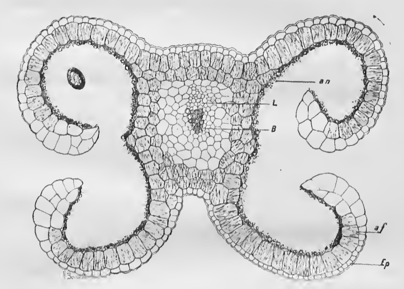


Fig. 17. — Anthère du Lis.

Tropæolum, *Aspidistra*, *Atropa*, trois ou quatre (*Dictamnus*, *Cucurbita*), ou encore de cinq à dix (*Agave*, *Iris*). Enfin il est des cas où les cellules de cette assise ne deviennent pas fibreuses (*Lycopersicum*, *Cycas*, *Zamia*, *Arum*, plusieurs *Orchis*, etc.).

Quant à l'épiderme, il y a peu de choses à en dire. La forme la plus habituelle de ses cellules est celle dans laquelle elles se relèvent en papilles (*Aspidistra*, *Gloxinia*, *Gladiolus*) ; parfois elles se prolongent en véritables poils (*Lycopersicum*). L'épiderme présente parfois une couleur propre ; il est jaune dans les *Tradescantia*, les *Solanum*, etc., plus ou moins brun dans les *Erica* et *Rhododendron*, rouge dans l'*Hippuris*, l'*Euphorbia splendens*, rose dans le *Tecoma capensis*. Les cellules épidermiques de l'anthère

sont le plus souvent minces (*ep*, Fig. 17), mais elles peuvent, dans quelques cas, prendre une épaisseur considérable (*Chironia*, *Cassia*, *Zamia*, *Siphocampylos*). L'épiderme a une existence générale au moins dans la jeune anthère ; mais il peut disparaître par la suite (*Laurus nobilis*, *Mahonia*, *Vitis*, *Aristolochia*, *Asarum*, etc.). Dans ce cas, la paroi du sac pollinique n'est plus constituée que par l'assise ou les assises fibreuses.

2. *Déhiscence des sacs polliniques : rôle des cellules fibreuses.* — Lorsque l'étamine est arrivée à maturité, la couche interne et la couche moyenne sont entièrement résorbées ; la paroi des sacs polliniques n'est plus alors formée que par l'assise ou les assises fibreuses et par l'épiderme, à l'exception de quelques cas où cette dernière assise disparaît elle-même. A ce moment-là se produit la déhiscence des sacs polliniques, d'où résulte la mise en liberté des grains de pollen qui y sont renfermés. Par suite de quel mécanisme a lieu cette déhiscence ? c'est ce qu'il convient d'examiner maintenant.

On est d'accord pour regarder la sécheresse de l'air comme provoquant l'ouverture des sacs polliniques. Les sacs polliniques qui s'ouvrent dans l'air sec se referment si on les met dans l'eau, et se rouvrent de nouveau si on les remet dans l'air sec. Pour rendre cette expérience plus sensible, on fait une coupe transversale de l'anthère et on l'examine au microscope. Dans l'eau, cette coupe présente la forme de celle de l'anthère fermée ; si on la laisse se dessécher, on voit les bords se recourber peu à peu et l'on a la forme d'une section d'anthère ouverte. On constate que dans la plupart des cas les bords des valves sont recourbés vers l'extérieur, mais que, dans quelques cas, ils se replient vers l'intérieur (*Antirrhinum majus*). Or, nous venons de voir que les parois du sac pollinique adulte se composaient le plus souvent de deux couches : l'épiderme et l'assise fibreuse. Dès lors, il y a lieu de se demander à laquelle de ces deux couches on doit attribuer le recourbement

des valves, ou bien encore si l'une et l'autre jouent un rôle dans le phénomène de la déhiscence.

Les auteurs ont répondu de plusieurs façons à cette question. Pour Mirbel et Purkinje, la déhiscence a pour cause unique le jeu des cellules de l'assise fibreuse; pour MM. Duchartre, Chatin, Targioni-Tozzetti, la membrane épidermique jouerait un rôle important dans l'ouverture des sacs polliniques. M. Leclerc du Sablon (1), par une méthode aussi élégante que rigoureuse, a montré que c'est l'opinion de Purkinje qui doit être prise en considération, et qu'en effet les cellules fibreuses seules sont la cause efficiente de la déhiscence des sacs polliniques.

Il a montré tout d'abord que l'épiderme ne joue pas un rôle appréciable dans le phénomène, en premier lieu en faisant remarquer que l'épiderme a souvent disparu au moment de la maturité, et ensuite en détachant l'épiderme des sacs polliniques sans endommager les assises sous-jacentes. Dans les deux cas, l'anthère s'ouvre si on la dessèche, et se referme si on la met dans l'eau.

Le jeu de l'assise fibreuse est expliqué d'après la loi suivante : « Toutes choses égales d'ailleurs, les parois cellulaires formées de cellulose pure se contractent plus sous l'action de la dessiccation que les parois lignifiées ». La déhiscence des anthères résulte donc d'une propriété physique de la membrane ; c'est l'inégale contraction des parties lignifiées et des parties cellulosiques qui produit la déformation des valves. Mais pour que cette inégalité de contraction fût efficace, il fallait nécessairement une disposition particulière des portions lignifiées. Or, l'étude anatomique d'un grand nombre de sacs polliniques a montré à M. Leclerc du Sablon que la disposition des ornements est toujours telle que, si l'on considère une anthère ouverte, la face concave de l'assise fibreuse renferme moins d'éléments lignifiés que la face convexe. Citons le *Malva sylvestris*, dont les cellules fibreuses présentent des ornements qui se réunissent au

(1) Leclerc du Sablon. — *Rech. sur la struct. et la déh. des anthères.*

centre de la paroi interne, se prolongent le long des parois latérales et se terminent au contact de la face externe qui est tout entière sans lignification. En ce cas, la face externe, uniquement formée de cellulose, se contractera plus que la face interne qui porte des bandes lignifiées en forme d'étoile : les valves devront donc se recourber vers l'extérieur. Nous pouvons donc conclure, avec M. Leclerc du Sablon, que c'est « la couche sous-épidermique, appelée couche fibreuse, qui, grâce aux ornements de ses cellules, joue le rôle actif dans le phénomène de la déhiscence, tandis que l'épiderme reste absolument passif et suit simplement les mouvements des couches sous-jacentes. »

La déhiscence poricide est le plus souvent comparable à la déhiscence longitudinale, elle s'opère de la même manière, mais se localise en un seul point, soit au sommet, soit à la base, où sont aussi exclusivement localisées les cellules fibreuses. Dans les Éricacées cependant, qui sont dépourvues de cellules fibreuses, les pores se forment par suite de la résorption d'une portion des parois.

Il est à remarquer que les lignes de déhiscence se trouvent toujours à la même place sur les sacs polliniques de la même espèce, et leur position est déterminée par leurs caractères anatomiques. En général, la couche fibreuse est interrompue le long de la future ligne de déhiscence, et elle est remplacée à la maturité par des cellules à parois très molles qui n'ont qu'une faible résistance et dans certains cas paraissent se résorber en partie avant la déhiscence. Ce doit être à la suite de la résorption des cellules qui occupent cette ligne que se produit l'ouverture longitudinale des anthères qui sont dépourvues de cellules fibreuses (*Lycopersicum*, *Dyospiros*, *Thunbergia*, *Calla*, etc.) ; dans ce cas, le reploiement des valves en dehors n'a pas lieu.

§ 3. Développement du pollen.

1. *Historique.* — Nous avons vu, dans l'historique qui précède, l'étude morphologique du pollen, qu'un grand nombre d'observa-

teurs avaient étudié le pollen ; mais il est à remarquer que jusqu'à la publication du mémoire de Brongniart sur la génération des plantes, personne ne s'était occupé de son mode de formation.

Gleichen, le premier, avait fait quelques recherches pour s'assurer du mode de formation du pollen. Mais il n'avait pas pris des sujets d'observation à un état assez jeune, et il admit qu'il y a d'abord dans l'anthère une masse mucilagineuse dans laquelle les grains étaient libres : ils durcissaient et se solidifiaient à la maturité.

Hedwig pense que ces globules commencent d'abord par adhérer aux parois des loges de l'anthère et ont ainsi une communication directe avec le filament dont ils reçoivent leur nourriture.

C'est à R. Brown (1) que l'on doit les premières notions exactes sur ce sujet, car en parlant de la structure des anthères il indique le mode de formation du pollen.

Brongniart dit que la masse pollinique que l'on trouve à l'intérieur de chaque loge est formée de cellules nombreuses, polyédriques ; plus tard ces cellules se séparent facilement, puis on voit se former dans chacune des grains de pollen. Il constate que dans le *Cobœa* les grains sont toujours au nombre de quatre.

Hugo Mohl confirme les observations de Brongniart. Les assertions de Turpin et d'Hedwig, relativement à une attache primitive des grains du pollen à un trophopollen, sont dépourvues de fondement. Il reconnaît que le nombre de grains formés dans chaque cellule est de quatre. Dans le premier état, le contenu granuleux des cellules se partage en quatre petites masses qui, dans la suite, sont remplacées par quatre grains de pollen. Ces quatre grains sont d'abord adhérents, puis ils se séparent plus tard ; mais il constate que parfois ils sont inséparables comme dans le *Typha*.

Jusqu'à ces derniers temps, deux opinions avaient prévalu pour

(1) R. Brown. — *Mém. sur le Rafflesia.*

expliquer la formation du grain de pollen dans les cellules mères. D'après la première manière de voir défendue par Mirbel, quatre lames partaient de la face interne de la paroi de la cellule mère, et se rejoignaient au centre en subdivisant ainsi la cavité en quatre cellules qui devenaient les grains de pollen. La deuxième opinion, émise surtout par Nägeli et Hofmeister, le noyau de la cellule mère disparaît, puis il se forme deux noyaux entre lesquels apparaît une cloison. Après quoi, dans chacune des deux nouvelles cellules, le même phénomène se reproduit, de sorte que la cellule mère serait ainsi subdivisée en quatre cellules. M. Sachs admet que ce dernier mode de formation serait propre aux Monocotylédones, tandis que le premier appartiendrait aux Dicotylédones.

Les travaux récents de MM. Strasburger et Guignard, dont nous allons exposer les principaux résultats, ont montré que les choses sont loin de se passer ainsi.

Aux travaux que je viens de citer il faut encore ajouter ceux de Pollender, de Luerssen, de Tschistiakoff, de M. Wille et de M. Strasburger, qui ont surtout trait à la formation de la membrane du grain de pollen.

2. *Formation des grains de pollen à l'intérieur des cellules mères.* — Quand les cellules mères sont arrivées dans chaque groupe à leur nombre final, elles préludent à la division qui doit donner dans chacune d'elles quatre grains de pollen. Or, ce phénomène de division varie suivant qu'on le considère dans les Monocotylédones ou dans les Dicotylédones.

Dans les Dicotylédones, le noyau de la cellule mère subit une première bipartition ; entre les deux noyaux se forment des filaments connecteurs, et à l'équateur du tonneau on voit apparaître une plaque cellulaire granuleuse, qui ne passe pas à l'état de cellulose et qui ne tarde pas à disparaître.

Les deux nouveaux noyaux se divisent à leur tour, et les quatre noyaux ainsi formés, disposés en tétraèdres, s'unissent par des fila-

ments connectifs, et à l'équateur de chacun des tonneaux apparaît une plaque granuleuse qui ne tarde pas à passer à l'état de cellulose. L'ensemble du protoplasme se trouve ainsi divisé en quatre portions renfermant chacune un noyau. Dans les Dicotylédones, par conséquent, chaque tédrade pollinique prend naissance dans la cellule mère, par la formation simultanée de deux cloisons rectangulaires entre les quatre noyaux.

Chez les Monocotylédones, les cellules mères s'isolent par gélification de la lame mitoyenne de leur membrane. Après quoi, leur noyau subit une première bipartition, et la plaque cellulaire qui se forme entre les deux noyaux passe ici à l'état de cellulose. Puis le noyau de chacune de ces nouvelles cellules se divise à son tour, et l'on obtient ainsi, par une double bipartition, quatre grains de pollen qui se présentent, suivant les cas, dans un même plan ou en tétraèdre. Chez les Monocotylédones, chaque cellule mère se cloisonne en quatre par deux cloisons cruciales formées successivement après chaque bipartition. Tel est le schéma de la formation des grains de pollen dans les cellules mères, tel que l'a établi M. Strasburger (1) pour les Monocotylédones et les Dicotylédones qui le considère comme général. Pourtant cette différence dans la division des cellules mères est loin d'être absolue, ainsi que le prouvent les exceptions que des recherches ultérieures ont fait connaître.

Ainsi, dans les Orchidées que M. Guignard a étudiées spécialement au point de vue de la formation du pollen, les choses ne se passent pas comme dans la généralité des Monocotylédones. Après la première division du noyau (Fig. 18), les deux moitiés arrivées au pôle s'élargissent notablement, de sorte que les deux nouveaux noyaux sont beaucoup plus larges qu'à l'origine : le tonneau formé par les filaments connectifs est par suite peu renflé à l'équateur. Il ne se fait pas de plaque cellulaire équatoriale ; les filaments disparaissent et

(1) Strasburger. — *Zellbildung*, etc.

les deux noyaux se divisent à nouveau (Fig. 19, I). Il y a donc une différence notable avec les Monocotylédones, puisque la bipartition

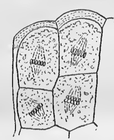
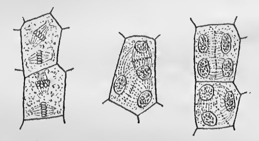


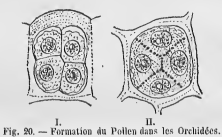
Fig. 18. — Formation du Pollen dans les Orchidées.

du noyau n'est pas suivie de la bipartition de la cellule mère. Il y a aussi une différence à certains égards avec les Dycotylédones,



I. II. III.
Fig. 19. — Formation du Pollen dans les Orchidées.

car il n'y a pas formation d'une plaque cellulaire transitoire. En outre, il faut noter que la plaque cellulaire définitive apparaît à



I. II.
Fig. 20. — Formation du Pollen dans les Orchidées.

l'équateur de chaque tonneau (Fig. 19. III), avant que les deux paires de noyaux soient reliées l'une à l'autre par la formation de filaments

connectifs dans le protoplasme ambiant. Il en résulte que l'apparition de toutes les plaques cellulaires n'est pas simultanée. Il faut enfin ajouter que dans le *Cypripedium* le pollen se forme comme dans la généralité des Monocotylédones.

M. Tangl a montré que l'*Hemerocallis fulva* faisait aussi exception; les quatre nouvelles cellules apparaissent simultanément comme chez les Dicotylédones.

C'est un fait à peu près généralement admis que dans chaque cellule mère se forme toujours une tétrade pollinique ; mais parfois, dans les Cypéracées, le phénomène présente quelques particularités ; la cellule mère se divise en deux cellules très inégales ; la plus petite de ces deux cellules se divise à son tour en deux cellules égales entre elles. De son côté la grande cellule se divise en deux cellules inégales, l'une externe grande, l'autre interne petite. Les trois petites cellules se résorbent et sont refoulées à l'extrémité postérieure de la cellule mère ; finalement, celle-ci renferme donc un seul grain de pollen. C'est ce mode particulier de développement qui avait occasionné l'erreur d'Elfving que nous avons déjà eu l'occasion de signaler ; il prenait pour un grain de pollen ce qui est en réalité une tétrade.

Les grains de pollen sont mis en liberté par gélification de la membrane tout entière de la cellule mère. Mais cette dissolution ne se fait pas toujours au même degré. Si les cellules mères dissolvent seulement la lame mitoyenne de leur membrane, les quatre grains formés à l'intérieur seront toujours enfermés dans une enveloppe et on aura une *tétrade*. Si les cellules mères primordiales seules dissolvent leurs lames mitoyennes, on aura une *massule*. Enfin s'il ne se produit aucune dissolution, tous les grains d'un même sac formeront une *pollinie* à nombre de grains variable.

3. *Formation des cellules filles dans le grain de pollen.* — Nous avons déjà constaté, à propos de la morphologie interne du pollen,

la présence de cellules filles à l'intérieur de la membrane. Il importe maintenant d'en préciser la formation.

Dans le *Zamia* et le *Ceratozamia*, le grain de pollen renferme deux ou trois cellules végétatives qui sont produites l'une après l'autre, d'après les observations de Juranyi et les recherches toutes récentes de M. Guignard. La cellule pollinique, d'abord simple, se divise dans l'anthère par une cloison en verre de montre en une petite cellule végétative et une grande cellule. Cette dernière se divise à son tour en une petite cellule végétative qui se superpose à la première. Les choses en restent là dans le *Zamia*. Mais dans le *Ceratozamia* se produit une nouvelle division toujours de la grande cellule, qui amène la formation d'une troisième cellule végétative. Par suite, ce n'est qu'après la troisième division que se trouve définitivement formée la cellule génératrice.

Dans les Conifères, il peut se former aussi plusieurs cellules végétatives. Dans le Mélèze, où le développement a été suivi par Strasburger (1), la cellule primitive se divise en une grande cellule et en une petite cellule bi-convexe, qui ne tarde pas à se désorganiser (Fig. 21, I). Après quoi se produit une nouvelle division dans

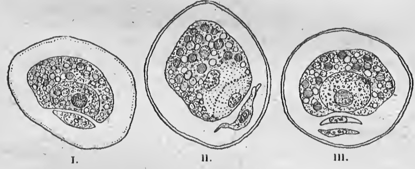


Fig. 21. — Pollen du Mélèze.

la grande cellule (II), à la suite de laquelle se forme une nouvelle cellule végétative placée contre la première. Cette deuxième cellule subit le sort de la première (III), pendant que le noyau de la grande

(1) Strasburger. — *Neue Untersuch*, etc.

cellule augmente de volume. Puis survient une troisième division qui produit une cellule végétative plus grosse que les deux précédentes. Celle-ci ne se désorganise pas comme la précédente, mais elle reste appliquée contre la grande cellule qui est désormais la cellule génératrice.

Dans beaucoup d'autres Conifères, dans le Pin par exemple, la cellule pollinique se divise simplement en une petite cellule végétative, et une grande cellule génératrice. On n'y observe pas de divisions ultérieures.

Chez les Gnétacées on trouve plusieurs cellules végétatives.

Dans les Angiospermes, les choses sont beaucoup plus simples; le noyau se divise bien encore en deux (Fig. 22, I), mais la cloison en forme de verre de montre (II) qui s'établit entre eux, ne passe pas à l'état de cellulose; elle demeure toujours protoplasmique. Elle se décolle ensuite d'avec la membrane du grain, tantôt de très bonne heure, tantôt seulement au moment de la formation du tube polli-

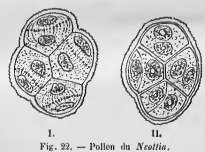


Fig. 22. — Pollen du *Neottia*.

nique, et la petite cellule ou cellule génératrice flotte alors librement dans la grande, en prenant la forme de fuseau ou de croissant. Tantôt la membrane persiste, et les deux cellules sont toujours visibles; tantôt, au contraire, la membrane de la cellule génératrice disparaît, les deux corps protoplasmiques se confondent, et les deux noyaux sont les seuls témoins de la division. On peut dire d'une façon générale que la formation des cellules filles est simultanée dans chacun des grains de la tétrade (Fig. 22, I.)

Il importe maintenant de voir quelle est la valeur morphologique des cellules filles des grains de pollen. On sait que pendant longtemps on a considéré la petite cellule du pollen des Angiospermes comme étant une cellule stérile, et représentant un prothalle mâle très rudimentaire; or, il résulte des recherches de M. Strasburger que nous avons précédemment exposées, que c'est précisément le noyau de cette cellule qui joue un rôle actif dans la fécondation. Elle est bien stérile, en effet, quant à la production du tube pollinique, qui est toujours produit par la cellule végétative; mais il n'en est pas moins vrai que celle-ci ne prend aucune part à la fécondation, la fonction génératrice étant tout entière dévolue à la petite cellule. Par suite, on peut considérer que le prothalle mâle, qui présente une réduction d'autant plus grande qu'on s'élève davantage dans la série des Cryptogames vasculaires, a complètement disparu chez les Angiospermes, et qu'il n'est pas représenté dans les plantes de ce groupe.

Que faut-il maintenant penser des cellules végétatives du pollen des Gymnospermes. Ici, l'assimilation avec le prothalle des Cryptogames vasculaires aurait quelque raison d'être, surtout si l'on considère le pollen du Pin, où il se forme une seule cellule végétative.

Mais cette interprétation a perdu quelque peu de sa valeur depuis que M. Belaïeff (1) a démontré que les phénomènes décrits par Pfeffer et M. Millardet dans la microspore de l'*Isoetes* étaient loin d'être exacts. Car, en effet, c'est surtout en comparant ce qui se passait dans le pollen des Conifères, et dans la microspore de l'*Isoetes*, que l'on avait été amené à considérer la petite cellule, qui se formait dans les deux cas, comme représentant le prothalle mâle. Or, en ce qui concerne l'*Isoetes*, M. Belaïeff a montré que la grande cellule ne donne pas seulement naissance à des cellules mères d'anthérozoïdes; elle se différencie en une partie centrale, qui est l'anthéridie proprement dite, et en une portion périphéri-

(1) Belaïeff. — *Bot. Zeit.*, 1885.

que, qui est la paroi de l'anthéridie. M. Douglas-Campbell vient de faire la même démonstration pour le *Pilularia minuta*. Dès lors, il y aurait lieu de considérer la petite cellule stérile, non plus comme un prothalle, mais comme le pédicelle de l'anthéridie. Par suite, la raison pour laquelle on considérait la petite cellule du pollen des Conifères comme un prothalle mâle n'existe plus.

En dehors des considérations que je viens de développer, le mode de formation des cellules végétatives dans les grains de pollen où elles sont au nombre de deux ou trois, indique clairement qu'on ne saurait assimiler l'ensemble de ces cellules à un prothalle. En effet, dans un prothalle pluricellulaire, toutes les cellules sont contemporaines, et l'on a cru pendant longtemps qu'il en était ainsi pour l'ensemble des cellules végétatives du pollen. Or, nous avons vu qu'il résultait des recherches de MM. Juranyi, Strasburger et Guignard, que ces cellules se formaient toujours l'une après l'autre, quel que soit leur nombre, et toujours aussi aux dépens de la grande cellule. Par suite, si le nombre des cellules est de trois, comme dans le Mélèze, ces trois cellules sont d'un âge différent, et dès lors nous pensons, avec M. Guignard, que leur assimilation avec un prothalle mâle n'est plus possible. On doit donc regarder ces cellules stériles comme des cellules d'élimination, et le phénomène qui se passe ici pourrait être comparé à l'émission des globules polaires dans l'œuf des animaux ou dans la cellule mère des spermatozoïdes. Ce ne serait qu'après avoir éliminé une, deux ou trois cellules stériles que le grain de pollen aurait définitivement acquis sa polarité mâle. La désorganisation de ces cellules, que nous avons signalée dans le Mélèze, serait un argument de plus en faveur de cette hypothèse. Il résulte de ce qui précède que le prothalle mâle des Cryptogames vasculaires n'est pas représenté dans le pollen des plantes Phanérogames, et que la réduction, déjà grande, que l'on observe dans les Cryptogames vasculaires se traduit par une disparition complète en passant aux Phanérogames.

4. *Membrane propre du pollen.*—Après la formation de la tétrade dans chacune des cellules mères, les grains de pollen s'entourent d'une membrane propre, au sujet de la formation de laquelle plusieurs opinions ont été émises. On a cru pendant longtemps que dans chaque cavité formée aux dépens de la cellule mère, il se déposait une couche de cellulose constituant une cellule nouvelle, nommée par Nägeli cellule mère spéciale; puis que le protoplasma contenu dans chacune de ces cellules spéciales sécrétait une autre couche de cellulose qui était la membrane propre du grain de pollen. Pour M. Treub, dans le *Zamia muricata* (1), la membrane propre ne serait autre chose « que les couches internes s'épaississant peu « à peu, des cloisons entourant les quatre cellules filles d'une même « cellule mère de pollen ». M. Guignard a formellement combattu cette idée dans son mémoire sur l'anthère et le pollen des Orchidées. Pour lui, la membrane propre se montre d'abord à la périphérie du protoplasma au contact de l'épaisse paroi de la cellule mère. Elle diffère par ses caractères chimiques et physiques de la paroi de la cellule mère dont elle est indépendante tout en lui étant intimement accolée. Les observations de M. Strasburger (2), étendues à un grand nombre de familles, confirment pleinement cette manière de voir et réfutent les observations de M. Wille (3), qui avait cru trouver dans beaucoup de familles un mode de formation semblable à celui décrit par M. Treub pour le *Zamia muricata*.

Une fois produite, la membrane cellulosique du grain de pollen prend un développement qui varie trop d'une plante à l'autre pour qu'il soit possible d'en donner ici le détail. C'est par apposition externe et interne, et non par intussusception, que se produit l'épaississement de la membrane. Cet épaississement peut être très faible, de sorte que la membrane demeure mince et sans différenciation (*Najas*), ou bien il peut être considérable et la membrane

(1) Treub. — *Rech. sur les Cycadées.*

(2) Strasburger. — *Ueber das Wachsthum*, etc.

(3) Wille. — *Mémoire de 1886.*

acquiert une grande épaisseur. Lorsque cet épaississement est continu, la membrane se différencie en une couche externe cutinisée et une couche interne cellulosique, mais malgré cette différenciation elle n'en demeure pas moins simple. Dans quelques cas, cette différenciation peut manquer à l'endroit des pores ou des plis où la membrane demeure à l'état de cellulose pure. Mais l'épaississement peut être discontinu et alors la membrane forme deux couches : la couche externe est l'*exine*, la couche interne est l'*intine*. Dans quelques cas, l'exine, fort épaissie elle-même, se différencie en deux couches : une couche externe cutinisée, et une couche interne cellulosique (Malvacées). Dans les Abiétinées, la couche cutinisée de l'exine se sépare en deux points de la couche non cutinisée et se soulève pour former les deux ballonnets.

Quant aux différents ornements en saillie que présente la membrane à l'extérieur, ils sont formés par des épaississements locaux de la membrane sur la face externe. Les éléments de ces épaississements ne sont plus fournis par le protoplasma comme pour la membrane générale, mais ils proviennent du liquide nutritif dans lequel sont plongés les grains de pollen après la résorption des assises nourricières.

Dans quelques cas, la différenciation de la membrane est des plus complexes. Pour en donner un idée nous décrirons, d'après le tout récent mémoire de M. Strasburger (1), les phénomènes qui se passent dans la formation de la membrane du pollen de l'*Œnothera biennis*, dont la structure spéciale n'a pas manqué d'attirer l'attention des observateurs qui lui ont consacré de nombreux et longs mémoires. On sait qu'un de ces grains de pollen, parvenu à l'état adulte, présente à sa surface trois papilles proéminentes, au centre desquelles se trouve un pore et qui sont entourées à leur base par un anneau fortement cutinisé. A l'endroit où devront se trouver les pores, l'exine encore mince présente trois renflements lenticu-

(1) STRASBURGER. *Ueber das Wachsthum*, etc.

laires biconvexes, constitués par de la cellulose facilement gélifiable. Un peu plus tard, l'exine se différencie en deux couches, mais la différenciation n'apparaît pas au niveau des corps lenticulaires, qui en même temps s'agrandissent et recouvrent une partie de l'exine qui ne se trouve plus dès lors en contact immédiat avec le protoplasme. Mais la portion de l'exine ainsi séparée de la masse du protoplasme n'en continue pas moins à s'épaissir. En effet, au bout d'un certain temps, il se forme une couche intermédiaire de bâtonnets qui sépare la couche externe de l'exine de la couche interne. Cette couche moyenne se forme aussi nettement dans les portions recouvertes par les amas de cellulose qu'ailleurs. A cet effet, les matières granuleuses du protoplasme pénètrent à l'intérieur de la substance gélifiée des masses lenticulaires, et la traversent pour nourrir la membrane qui est à leur extérieur. A la base de la papille, la couche interne donne un épaississement annulaire qui dans la suite devient considérable. Après que la différenciation de l'exine s'est effectuée, comme nous venons de le dire, apparaît l'intine qui se montre sous les papilles avec la forme d'une lentille plan convexe, qui s'amincit sur les bords et se termine au pourtour de la proéminence annulaire contre la couche interne de l'exine. L'intine n'est donc pas continue et n'est représentée qu'en ces trois points du grain. Après la formation de l'intine, le protoplasme pénètre dans la substance gélifiée de la papille en poussant devant lui l'intine; après la résorption complète de la gelée cellulosique, l'intine arrive en contact avec l'exine et le grain de pollen est définitivement formé. On peut constater dans le développement de la membrane de ce grain de pollen que le protoplasme forme successivement des membranes de constitution différente, et que les membranes formées peuvent changer de nature par l'apport de nouveaux éléments.

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE ET DU SAC EMBRYONNAIRE

On désigne sous le nom d'*ovules*, le ou les petits corps arrondis contenus dans la portion ovarienne de la feuille carpellaire où ils s'attachent au placenta, qui renferme le gamète femelle ou *oosphère* susceptible de donner l'œuf à la suite de sa fusion avec le gamète mâle, c'est-à-dire à la suite de la fécondation. L'oosphère se développe à l'intérieur d'une cavité ou *sac embryonnaire*, située dans la portion centrale de l'ovule. Nous avons donc à faire la morphologie de l'ovule et à en étudier le développement ; cela fait, nous verrons de quelle manière se développe le sac embryonnaire et comment prend naissance l'oosphère à l'intérieur de cette cavité.

§ 1. Morphologie de l'ovule.

1. *Parties constitutives de l'ovule.* — Si l'on considère un ovule complet, on voit qu'il est formé par une masse centrale ou *nucelle* entourée par une enveloppe ou *tégument*. Le tout est relié au placenta par un pédoncule, très long ou très court suivant les cas, qui porte le nom de *funicule;* le point où le funicule s'insère sur l'ovule est le hile. Le tégument laisse au sommet de l'ovule une ouverture ou *micropyle* (Turpin), par où le nucelle communique avec l'extérieur ; enfin la surface d'attache du nucelle au tégument est appelée la *chalaze* : la chalaze est séparée du hile par l'épaisseur du tégument. Disons tout de suite, ce que l'étude ultérieure du développement nous apprendra à connaître, à savoir

que le funicule est le pétiole, et le tégument le limbe d'un segment de la feuille carpellaire; le nucelle n'est qu'une émergence de ce petit limbe qui se reploie autour d'elle pour l'envelopper.

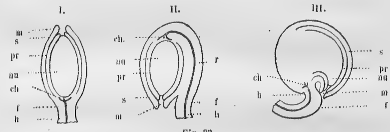


Fig. 23.

Diverses formes de l'ovule.

1. Ovule orthotrope; 2. Ovule anatrope; 3. Ovule campylotrope; *m* micropyle, *s* secondine, *pr* primine, *nu* nucelle, *ch* chalaze, *f* funicule, *h* hile, *r* raphé.

2. *Formes diverses de l'ovule.* — Pendant qu'il se développe, l'ovule présente souvent des changements de croissance qui produisent des modifications dans sa forme extérieure.

Quelquefois la croissance de l'ovule s'effectue suivant une seule ligne droite perpendiculaire à la surface du carpelle; par suite, le micropyle (*m*), le hile (*h*) et la chalaze (*ch*) sont sur une même ligne droite. L'ovule est alors *orthotrope* (Fig. 23, I).

Dans la plupart des cas, le corps de l'ovule demeure droit, mais il se réfléchit autour du hile comme charnière, de manière à s'appliquer contre le funicule avec lequel il se soude. Par suite, le micropyle (*m*), toujours opposé à la chalaze (*ch*), se place à côté du hile (*h*); l'ovule est *anatrope* (Fig. 23, II). La portion du funicule soudée au tégument externe porte le nom de *raphé* (*r*).

Enfin, il peut arriver que le corps de l'ovule se développe plus fortement d'un côté que de l'autre et se courbe tout entier, nucelle et tégument, en forme d'arc. Le micropyle (*m*) se trouve rapproché du hile (*h*) et de la chalaze (*ch*). L'ovule est *campylotrope* (Fig. 23, III).

3. *Téguments de l'ovule.* — Dans l'énumération des parties de l'ovule, nous avons supposé que le tégument était unique. Cela est

le cas pour un grand nombre de plantes : Gymnospermes et Gamopétales. Mais souvent l'ovule possède deux téguments emboîtés l'un dans l'autre. Le tégument interne qui apparaît le premier est la *secondine* (Mirbel) ; le tégument externe dont l'apparition est postérieure est la *primine* (Mirbel). Le micropyle est alors plus développé et devient un véritable canal, le plus souvent formé par la superposition des ouvertures des deux téguments. L'ouverture du tégument interne est l'*endostome*, celle du tégument externe est l'*exostome*. Parfois cependant, le micropyle est formé par l'endostome seul, comme c'est le cas pour beaucoup de Monocotylédones.

4. *Ovules plus simples.* — Une première simplification de l'ovule consiste dans l'absence complète de tégument ; les ovules ne sont plus formés que par le funicule et le nucelle, ils sont nus (Balanophorées et Santalacées). Mais la simplification est beaucoup plus grande dans les plantes de la famille de Loranthacées.

Dans le *Loranthus sphœrocarpus* (1), on voit apparaître au centre de la cavité ovarienne un mamelon dont la région axile n'est autre chose qu'un placenta, et qui ne tarde pas à produire trois ou quatre segments latéraux libres ; ces segments, de structure très simple, sont des ovules rudimentaires, puisque chacun d'eux donne naissance à un sac embryonnaire. Dans le Gui, la réduction de l'appareil ovulaire atteint les dernières limites ; il n'y a ni funicule, ni téguments, ni nucelle individualisé ; il n'y a pas d'ovule à proprement parler. Il n'y a que des sacs embryonnaires plongés dans la masse résultant de la concrescence des deux carpelles par toute l'étendue de leurs faces supérieures en contact.

5. *Morphologie interne de l'ovule.* — Au moment où le nucelle est complètement développé, il présente une structure que nous allons étudier d'une façon tout à fait sommaire pour le moment.

(1) Treub. — *Observat. sur les Loranthacées*, 1883.

Chez les Angiospermes, le nucelle, quelle que soit la forme de l'ovule, renferme à sa partie supérieure une cellule beaucoup plus grande que les autres, allongée suivant l'axe et pourvue d'un protoplasma abondant et d'un gros noyau ; cette cellule est le sac embryonnaire (Fig. 24). A la partie supérieure du sac, et suspendues côte à côte à la voûte de la membrane, on aperçoit trois

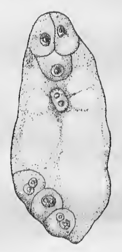


Fig. 24.
Sac embryonnaire du *Cornucopiæ nocturnum*.

cellules nues, pourvues chacune d'un noyau. Deux de ces cellules sont destinées à disparaître après la fécondation ; on les nomme synergides. La troisième, qui est insérée la plupart du temps un peu plus bas que les synergides, est le gamète femelle destiné à devenir l'œuf après la fécondation : c'est l'oosphère. Enfin, dans le fond du sac, on aperçoit trois cellules placées côte à côte, pourvues d'une membrane et d'un noyau : ce sont les cellules antipodes.

Chez les Gymnospermes, la structure du nucelle est loin d'être aussi simple. Le sac embryonnaire, constitué par une cellule beaucoup plus volumineuse que les autres, ne tarde pas à se remplir d'un tissu qui a reçu le nom d'endosperme. A la partie

supérieure de ce tissu, un certain nombre de cellules, beaucoup plus grandes que les autres et séparées de la membrane du sac par une rosette de quatre petites cellules, constituent ce que l'on nomme les corpuscules. Le protoplasma s'y constitue tout entier en une oosphère. Ces corpuscules, en tout comparables par leur structure et leur mode de développement aux archégones des Cryptogames vasculaires, sont tantôt isolés (Pin, Épicéa, Sapin), tantôt groupés en faisceau (Cyprès, Genévrier). Autour des corpuscules, l'endosperme s'accroît dans sa portion supérieure et se relève en bourrelet en constituant une dépression en forme d'entonnoir dont le fond est occupé par les rosettes des corpuscules. Quand les corpuscules sont isolés, il y a autant d'entonnoirs étroits que de corpuscules ; lorsqu'ils sont groupés, il y a un seul entonnoir, commun. En outre, le sommet du nucelle dissocie ses cellules et se creuse souvent d'une cavité destinée à recevoir le pollen : c'est la *chambre pollinique*.

§ 2. Développement de l'ovule.

L'ovule se compose de deux parties : 1° Le funicule avec les téguments qui sont de nature foliaire ; 2° Le nucelle qui est une création nouvelle, un sporange, formé sur le mamelon ovulaire. Nous avons à considérer successivement le développement du mamelon ovulaire, qui n'est autre chose que le funicule, celui du nucelle et des téguments.

1. *Mamelon ovulaire.* — Au moment où un ovule prend naissance, il apparaît sous la forme d'un petit mamelon arrondi faisant saillie à la surface du placenta. Cette petite saillie, qui est le début du mamelon ovulaire, résulte de ce que un certain nombre de cellules sous-jacentes à l'épiderme du placenta se sont multipliées par divisions. Des travaux de Hofmeister, Schmitz, Barcianu,

Strasburger (1), Reuter et Warming (2), il ressort qu'en général ces divisions cellulaires s'opèrent au-dessous de l'épiderme et alors dans des régions différentes. Elles peuvent se produire dans l'assise ou dans les cellules situées immédiatement au-dessous de

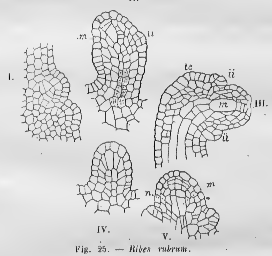


Fig. 25. — *Ribes rubrum*.

l'épiderme, et quelquefois deux ou trois cellules seulement prennent part à la division (*Gesneria*); d'autres fois les cloisonnements s'opèrent dans la troisième assise du placenta, c'est-à-dire dans la deuxième assise sous-épidermique, celle-ci étant simplement soulevée (Fig. 25, I).

Enfin il peut arriver que la deuxième et la troisième assise aient le même sort. Mais il ne faut pas attacher une grande importance à ces différences, car ces divers modes de division peuvent se présenter dans une même espèce.

Le mamelon ovulaire n'est jamais formé par division des cellules épidermiques. Hofmeister avait pourtant dit que les ovules d'*Orchis* prenaient leur origine par division transversale d'une cellule épidermique.

(1) Strasburger. — *Conif. u. Gnetaceen.*
(2) Warming. — *De l'ovule.*

M. Strasburger a montré que l'ovule prenait naissance par division d'une cellule sous-épidermique. Les divisions transversales se répétant, il se formait plus tard une file médiane de cellules occupant l'axe de l'ovule et recouverte par l'épiderme. Les ovules des Orchidées et du *Monotropa* sont à l'origine les plus simples connus.

Les cloisonnements sont toujours horizontaux par rapport au mamelon ovulaire, de sorte que la région interne de celui-ci comprend un nombre variable de files de cellules verticales et indépendantes. Ces files sont souvent en nombre fixe; cinq dans le *Ribes* (Fig. 25, II), quatre dans le *Senecio*, etc.

Par suite du développement du mamelon ou funicule, les cellules épidermiques elles-mêmes se trouvent rangées en files longitudinales ; en effet, chacune de ces cellules soulevées par le mamelon, se divise par des cloisons sensiblement perpendiculaires à l'axe du jeune funicule.

Cette origine de l'ovule, étant semblable à celle des feuilles, des émergences et des bourgeons, ne saurait nous éclairer sur la nature morphologique du mamelon ovulaire.

2. *Nucelle.* — Le nucelle est, d'après Warming, la partie de l'ovule située au-dessous des téguments et renfermant le sac embryonnaire. Le nucelle naît sur le mamelon ovulaire de la manière suivante. Dans le *Ribes nigrum*, par exemple, la Fig. 25, IV, montre que le mamelon ovulaire s'est agrandi et que les cellules de l'assise sous-épidermique, qui occupent le sommet de l'organe, se sont fortement allongées dans le sens du rayon. Cette élongation est le commencement de la formation du nucelle. Plus tard (Fig. 25, II), dans la zone située au niveau des cellules allongées (*ii*), commencera le développement du tégument ; en même temps, les cellules allongées elles-mêmes se divisent par des parois tangentielles pour achever de constituer le nucelle. A la suite de ces divisions apparaît une grande cellule intérieure (*m*), située un peu de côté dans le

voisinage de l'axe déjà un peu courbé de l'ovule, et qui n'est autre chose que la cellule mère primordiale du sac embryonnaire.

Plus tard (Fig. 35, III et IV) on retrouvera facilement cette cellule et on verra en même temps que de nouvelles divisions se sont opérées, les unes en dehors de la cellule mère, les autres à ses côtés, dans les cellules qui dépendent comme elle de la première assise sous-épidermique. Dans le dos de l'ovule et sous les téguments, on trouve des cloisonnements multiples qui sont en rapport avec la courbure de l'ovule.

La Fig. 26, I, représente un mamelon ovulaire de l'*Aristolochia Clematitis* avant l'inflexion et avant la formation des téguments. On ne voit pas bien les files de cellules et on ne sait pas si la formation du nucelle a commencé.

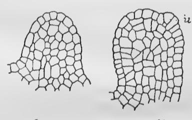


Fig. 26. — *Aristolochia Clematitis.*

Dans la Fig. 26, II, le centre est un peu latéral, de même que le tégument *ii* en voie de formation ; un grand nombre de divisions se sont déjà produites dans les cellules sous-épidermiques. Dans les stades ultérieurs, ces divisions sont encore plus nombreuses et un nombre assez considérable de cellules participent à la formation du nucelle; on en compte ordinairement cinq rangées.

Le développement que nous venons de décrire se rencontre d'une façon à peu près générale chez les Dialypétales, les Apétales et les Monocotylées. Il se fait d'après un même type caractérisé par la présence de deux téguments de faible épaisseur, souvent composés seulement de deux, trois, quatre ou cinq assises de cellules. Le nucelle se forme par la division d'un grand nombre de cellules

sous-épidermiques et prend dans la suite un développement considérable : c'est le *type dichlamydé*.

Les Conifères et les Cycadées constituent un second type, le *type gymnosperme*.

Enfin, les Gamopétales représentent un troisième type ; il n'existe qu'un seul tégument (à part quelques exceptions) dont

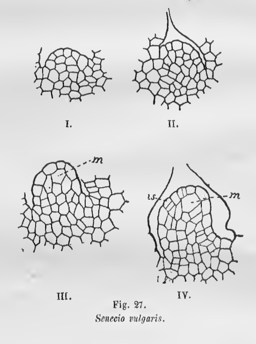


Fig. 27.
Senecio vulgaris.

l'assise interne prend très souvent un développement particulier, en forme de *tapis :* c'est le *type monochlamydé*. Dans une plante appartenant à ce groupe, dans le *Senecio vulgaris* par exemple, on voit à un moment donné, au sommet du mamelon ovulaire, une seule cellule sous-épidermique (*m*, Fig. 27 et 28) prendre des dimensions de plus en plus considérables. C'est cette cellule unique qui soulève peu à peu l'épiderme et constitue tout le nucelle. Les autres cellules sous-épidermiques ne prennent qu'une faible

part à la formation du nucelle. Bientôt apparaît la cellule mère primordiale du sac sous la forme d'une cellule qui constitue à elle seule presque tout le nucelle.

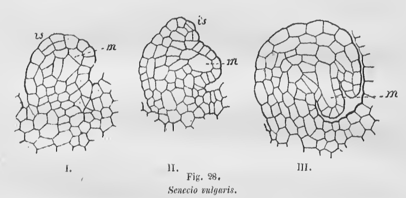


Fig. 28.
Senecio vulgaris.

En résumé, la première apparition du nucelle consiste toujours dans l'allongement radial d'un certain nombre de cellules situées au-dessous de l'épiderme. Dans les ovules monochlamydés, le nombre de ces cellules est faible ; quelquefois il n'y en a qu'une seule ; elles se divisent peu ou point. Dans les ovules dichlamydés, au contraire, le nombre en est plus considérable et les cellules se divisent d'une manière régulière, surtout par des cloisons tangentielles. Une seule des cellules filles internes ne subit pas comme ses voisines de nouvelles divisions immédiates, et devient la cellule mère primordiale du sac embryonnaire.

3. *Téguments.* — L'origine des téguments ovulaires est variable. Ils peuvent en effet procéder uniquement de l'épiderme, ou bien à la fois de l'épiderme ou des tissus sous-jacents ; quelquefois enfin ils procèdent surtout ou exclusivement des tissus sous-jacents. L'unique tégument des ovules monochlamydés (*is*, Fig. 28) et le tégument interne des dichlamydés naissent de l'épiderme ; quant au tégument externe, il provient de l'épiderme et des tissus sous-jacents.

Les téguments d'origine épidermique se produisent de la manière

suivante. Certaines cellules de l'épiderme, suivant une zone annulaire, s'allongent radialement, puis prennent d'autres cloisonnements (*ii*, Fig. 29); ces divisions ultérieures sont tantôt tangentielles, tantôt obliques et radiales. Les téguments internes des

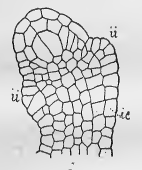


Fig. 29. — *Viola tricolor.*

ovules dichlamydés, procédant uniquement de l'épiderme, ne consistent généralement qu'en deux assises de cellules.

Parmi les téguments de provenance sous-épidermique, l'épiderme prend part à l'accroissement comme il vient d'être dit. Quant aux divisions sous-épidermiques, elles sont presque toujours tangentielles ou obliques, plus rarement radiales.

Ordinairement, la courbure de l'ovule anatrope entraîne la division de quelques cellules sous-épidermiques, même au-dessous du tégument interne purement épidermique. La courbure est due à un accroissement et un cloisonnement plus fort dans les régions dorsales que dans la partie ventrale.

Les téguments purement épidermiques sont rares; on les trouve dans les *Orchis*, le *Monotropa*, les *Begonia*.

Parmi les téguments composés en grande partie par l'épiderme, on doit compter ceux des ovules monochlamydés et les téguments internes des ovules dichlamydés. Les téguments, en grande partie de provenance sous-épidermique, se trouvent dans le *Juglans*, les *Gunnera, Aucuba, Delphinium Staphysagria.*

Il faut signaler une modification qui se présente souvent, surtout dans le tégument interne des ovules dichlamydés avant la féconda-

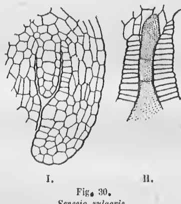


Fig. 30.
Senecio vulgaris.

tion, et qui consiste dans l'épaississement du bord de ce tégument par des divisions tangentielles qui ont pour résultat le rétrécissement du micropyle.

Dans les ovules monochlamydés, les cellules de l'assise interne du tégument tournées vers le nucelle, s'allongent radialement et se cloisonnent par des parois horizontales (Fig. 30, I); il se constitue une sorte de tapis (II), en contact immédiat avec le nucelle, ou avec le sac embryonnaire lorsqu'il est sorti en dehors du nucelle. (*Senecio*, *Lamium*, *Jasione*, *Lobelia*, *Verbascum*, *Scabiosa*, *Escallonia*, *Bartonia*, *etc.*). Cette couche de revêtement fait toujours défaut chez les ovules à deux téguments.

A différentes époques, on a décrit comme privés de téguments un certain nombre d'ovules (*Hippuris*, *Coffea*, Rubiacées, Acanthacées, etc.) qui étaient en réalité pourvus d'un seul tégument. Le canal micropylaire très délié avait échappé à l'attention des observateurs. Il ne reste donc comme ovules sans téguments que ceux des Santalacées, des Loranthacées et des Balanophorées. Et encore en ce qui concerne les Santalacées, M. Warming a cru voir un rudiment de tégument dans le *Thesium ebracteatum* (Fig. 31).

Quand il y a deux téguments, ils se succèdent dans un ordre basipète ; l'interne apparaît toujours avant l'externe. Cependant il

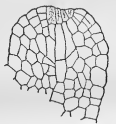


Fig. 31.
Thesium ebracteatum.

peut y avoir quelques exceptions. Ainsi ils sont presque de même âge dans l'*Aconitum* et peut-être dans les Primulacées où l'externe semble précéder l'interne.

La présence de trois téguments se produit très rarement (*Asphodelus luteus* et *creticus*) et on ne sait même pas si l'un d'eux ne doit pas être considéré comme un arille.

4. *Nature morphologique de l'ovule.* — La recherche de la nature morphologique des ovules, c'est-à-dire la détermination des parties du végétal qui se sont transformées pour devenir un ovule, ont donné lieu à de nombreuses discussions et à une quantité très grande de mémoires importants. Sans vouloir entrer ici dans les détails de la discussion, nous résumerons simplement les diverses théories qui ont été émises à ce sujet.

Pour les uns, l'ovule est un bourgeon dont le nucelle constitue la partie centrale, et dont les téguments sont les appendices foliaires. Cette théorie a été défendue par Schleiden, de Saint-Hilaire, Braun, Strasburger, Wigand, Eichler, qui étaient obligés de considérer le placenta comme étant de nature axile. Ces auteurs s'appuyaient surtout sur la présence d'ovules terminaux qu'ils considéraient comme des bourgeons, et ce cas particulier leur a servi de point de départ pour expliquer la formation des autres ovules. Ils admettaient,

en effet, qu'un organe de structure aussi homogène dans toutes les plantes ne pouvait avoir une origine différente.

La deuxième théorie a été formulée d'abord très nettement par Brongniart, à la suite d'observations de fleurs monstrueuses du *Delphinium elatum* qui renfermaient des carpelles transformés en feuilles portant des ovules, tantôt à peine différents des ovules normaux, tantôt passant insensiblement à l'état de lobes latéraux de la feuille carpellaire elle-même. Il y aurait donc, dit Brongniart, « deux origines différentes pour les ovules : l'une appartenant à l'immense majorité des végétaux phanérogames, dans laquelle les ovules naîtraient du bord même des feuilles carpellaires et représenteraient des lobes de ces feuilles, l'autre propre à un petit nombre de familles telles que les Primulacées, les Myrsinées, les Théophrastées et probablement les Santalacées, dans lesquelles les ovules correspondraient à autant de feuilles distinctes portées sur la prolongation de l'axe floral. Le nucelle est une production nouvelle, un mamelon celluleux développé à la face supérieure de ce lobe de la feuille et dans le fond de la cavité qu'il a formée ».

Cramer et Caspary admettent et confirment la théorie de Brongniart par de nouvelles observations; mais ils pensent que dans quelques cas les ovules peuvent être, non plus des segments de feuilles, mais des feuilles tout entières.

MM. Van Tieghem, Celakowski et Warming ont la même manière de voir, mais pour eux il n'y aurait que des lobes de feuilles et jamais de feuilles ovulaires indépendantes. C'est surtout en examinant comment se comportait le mamelon ovulaire dans les transformations tératologiques que l'on a pu résoudre la question. Dans tous les cas on a reconnu que l'ovule se transformait en une foliole, un lobe de feuille, sur lequel le nucelle existait tantôt et tantôt manquait.

A cet égard, Celakowski a fait un grand nombre d'observations très consciencieuses qui n'apportent aucun argument en faveur de la théorie de Braun.

La transformation foliaire si fréquente du mamelon ovulaire qui sera plus tard le funicule, et sa fusion avec le carpelle, est une preuve irrécusable que cet organe est véritablement un lobe de feuille. Les ovules ne sont pas des bourgeons, et, dit Warming, « je ne connais aucune transformation tératologique bien étudiée « ou complète qui confirme d'une manière absolue le contraire et « j'ose affirmer qu'on n'en découvrira pas. »

Cette manière de concevoir la métamorphose ovulaire à laquelle MM. Strasburger et Eichler se sont ralliés depuis, est aujourd'hui généralement admise.

§ 3. Développement du sac embryonnaire.

(a). *Historique.*

La présence d'une cavité à l'intérieur de l'ovule a été constatée depuis de longues années. Elle n'avait pas échappé à Malpighi qui la nomma *membrana amnii*. Le nom de sac embryonnaire lui fut donné par Brongniart en 1827 (1); Mirbel désigna cette cavité sous le nom de quintine, et il ajoutait que c'était une sorte de boyau délié qui tenait par un bout au sommet du nucelle, et par l'autre bout à la chalaze. C'est l'expression de Brongniart qui a prévalu et qui est encore aujourd'hui la seule employée. Les nombreux auteurs, qui à cette époque s'occupèrent du sac embryonnaire, Schleiden (2), Schacht (3), Radlkofer (4), Tulasne (5), etc., l'étudièrent surtout au point de vue des phénomènes qui se passaient à son intérieur pour aboutir à la formation de l'embryon, sans se préoccuper de quelle manière il prenait naissance dans le nucelle et comment se constituait l'appareil femelle.

(1) Brongniart. — *Mém. sur la génération*, etc.
(2) Schleiden. — *Sur la format. de l'ovule*, etc.
(3) Schacht. — *Histoire du dével. de l'embryon.*
(4) Radlkofer. — *Der Befrucht*, etc.
(5) Tulasne. — *Rech. d'embryogénie végétale.*

Les recherches d'Hofmeister furent plus précises sur ce point. Chez les Orchidées (1), où l'ovule est constitué par une assise épidermique enveloppant une série axile de cellules, le sac provient de l'agrandissement de la cellule supérieure de cette série. Dans les ovules plus complexes, c'est encore une des cellules de la série centrale du nucelle qui grossit considérablement, refoule plus ou moins le tissu environnant ; cette cellule est le sac embryonnaire. Le sac ainsi constitué, il se forme à son intérieur, après ou pendant la disparition du noyau primaire, un certain nombre de noyaux cellulaires libres, qui se placent aux deux extrémités du sac embryonnaire. Autour de ces noyaux se forment des cellules sphériques libres. Les deux ou trois vésicules micropylaires sont les *vésicules embryonnaires* qui donnent naissance à l'embryon. Elles auraient toutes primitivement la même valeur, et seraient également aptes à se développer en embryon, mais le plus souvent une seule subit ce phénomène. Les cellules chalaziennes (antipodes), souvent très grosses, paraîtraient n'être destinées qu'à élaborer les matières nutritives pour l'embryon naissant.

Avec Hofmeister se termine la première phase de l'histoire du sac embryonnaire ; les recherches dont le sac embryonnaire avait été l'objet à l'époque de la lutte des pollinistes et des vésiculistes semblaient avoir établi sur des bases solides l'histoire de cet organe. Aussi, jusque dans ces dernières années, rien n'était venu contredire les idées d'Hofmeister adoptées par tous sans conteste, lorsque parut un mémoire de M. Strasburger (2), qui vint tout remettre en doute au sujet de la formation du sac embryonnaire.

M. Strasburger reconnut que les observations d'Hofmeister étaient inexactes. En observant l'*Orchis pallens*, il acquit la preuve que la grande cellule supérieure de la rangée axile ne devient pas directement le sac embryonnaire. Elle se partage vers le haut par

(1) Hofmeister. — *Die Entstehung*, etc.
(2) Strasburger. — *Befruchtung*, etc.

une cloison horizontale ; puis la cellule inférieure subit une nouvelle division. Des trois cellules ainsi formées, la cellule inférieure grandit, comprime les autres et se développe en sac embryonnaire. Son noyau se divise en deux parties, les deux nouveaux noyaux se cloisonnent et les quatre noyaux se divisent encore une fois. On a finalement huit noyaux disposés en deux groupes, occupant chacun l'une des extrémités du sac embryonnaire. Des cloisons délicates prennent naissance entre les noyaux et forment trois cellules en haut et trois cellules en bas ; les deux noyaux restés libres se fusionnent. A la partie supérieure se trouvent deux synergides et une oosphère ; au fond sont les antipodes. Donc il n'y a pas de formation libre de cellules dans le sac embryonnaire ; le noyau du sac n'est pas un noyau unique, mais le produit d'une fusion.

Presque en même temps paraissait le mémoire de M. Warming sur l'ovule.

Celui-ci s'attache surtout à démontrer la nature foliaire de l'ovule. Il y étudie la manière dont se forme la cellule prédestinée qui doit fournir plus tard le sac embryonnaire ; il compare cette cellule à son analogue dans l'anthère et il lui donne le nom de « cellule mère primordiale du sac embryonnaire ». C'est une cellule sous-épidermique.

Dans les ovules à deux téguments, cette cellule se divise transversalement en deux cellules superposées : l'inférieure est la cellule mère primordiale du sac ; l'autre continue à se diviser longitudinalement et transversalement. Dans un autre type d'ovules à un tégument, la cellule sous-épidermique devient directement la cellule mère primordiale.

Plus tard, cette cellule se divise en deux, trois, quatre ou cinq compartiments superposés, par une, deux, trois ou quatre cloisons transversales, épaisses, gonflées, bombées ; M. Warming les compare aux parois des cellules mères du pollen. Le nucelle est pour lui l'homologue du sac pollinique, du sporange ; les vésicules embryonnaires sont des spores nées dans la cellule mère primor-

diale, qui devient sac embryonnaire par la dissolution des cloisons des cellules mères spéciales.

En 1878, M. Vesque (1) publie un premier mémoire confirmant les observations de Warming. Quelque incomplètes que soient ces recherches, ainsi qu'il le dit lui-même, il ne se croit pas moins permis d'en tirer les conclusions suivantes :

1° Dans les Angiospermes, le sac de Brongniart ne se compose pas, comme dans les Gymnospermes, d'une seule cellule, il résulte, au contraire, de la fusion d'au moins deux cellules superposées et primitivement séparées par des cloisons.

2° Les cellules qui doivent composer plus tard le sac embryonnaire procèdent toutes d'une même cellule primordiale.

3° Quand l'évolution des cellules mères spéciales est complète, chacune d'elles donne naissance à quatre noyaux homologues aux quatre grains de pollen.

5° La cellule 1 produit toujours l'appareil sexuel. Elle se confond avec la cellule 2 pour constituer la majeure partie du sac. Si la cellule 2 produit une tétrade, les huit noyaux se comportent comme l'a décrit Strasburger.

6° Les autres cellules mères spéciales (3, 4, 5) peuvent engendrer des tétrades. Chaque vésicule est homologue au grain de pollen; si elles ne se développent pas en tétrades, on a des anticlines (plusieurs Monocotylées et Gamopétales).

7° La cellule 2 subit un arrêt de développement. Dans ce cas, son noyau devient le noyau du sac; il n'y a pas d'antipodes (Gamopétales).

8° Dans les Gamopétales, la cellule 1 produit seule une tétrade complète ou incomplète qui est l'appareil sexuel. La cellule 2 se charge du rôle végétatif du sac. Les cellules 3, 4, 5 sont des anticlines.

Bientôt après paraît un nouveau mémoire de M. Strasburger (2) ;

(1) Vesque. — *Dével. du sac embryonnaire*, etc.

(2) Strasburger. — *Die Angiosp. und Gymnospermen.*

il nie les résultats de M. Vesque et confirme les siens par des résultats plus étendus. Il fait remarquer, entre autres choses, que les Gamopétales ont bien des antipodes, contrairement à ce qu'avait dit M. Vesque à ce sujet.

Peu de temps après, M. Vesque (1) publie de nouvelles recherches plus étendues que les premières. Il maintient les résultats qu'il avait tirés de ses premières observations et considère comme fondée l'hypothèse de Warming sur l'homologie des cellules mères spéciales, nées dans la cellule mère primordiale, avec les cellules mères du pollen et les spores des Cryptogames. La formation du sac embryonnaire peut se faire suivant quatre types distincts.

1. Sac embryonnaire provenant de deux cellules mères spéciales. Deux tétrades. Antipodes. Pas d'anticlines. (Fluviales, Renonculacées, Berbéridées, Crucifères).

2. Sac provenant de trois ou quatre cellules mères spéciales. Deux ou plusieurs tétrades. Antipodes. Une ou deux anticlines qui ne se développent plus après la fécondation (*Anticlines inertes*). (Liliacées, Cypéracées, Caprifoliacées, Dipsacées, Valérianées, beaucoup de Dialypétales).

3. Sac provenant de trois ou quatre cellules mères spéciales : Une ou deux anticlines inertes. (Saxifragées, Ribésiacées, plusieurs Gamopétales).

4. Sac embryonnaire provenant de quatre ou cinq cellules mères spéciales. Une tédrade. Pas d'antipodes. Une ou deux anticlines, qui se divisent après la fécondation (*Anticlines albuminigères*) et une anticline qui s'agrandit, sans division, pénètre dans le tissu de l'ovule et dans le placenta (*Anticline cotyloïde*). (Gamopétales, Santalacées, Aristolochiées).

Ainsi pour l'un le sac embryonnaire est dû à l'agrandissement d'une seule cellule inférieure ; pour l'autre il provient de la fusion des deux cellules supérieures ; les antipodes du premier sont des anticlines pour le second qui ne voit pas d'antipodes.

(1) Vesque. — *Nouvelles recherches*, etc.

En présence d'opinions si différentes, M. Fischer (1) étudie l'évolution du sac embryonnaire dans un certain nombre de Monocotylédones et de Dialypétales.

Chez les premières, la cellule mère du sac naît de la couche sous-épidermique du nucelle, parfois aussi d'une couche plus profonde.

Chez les deuxièmes, la cellule mère tire son origine de la couche sous-épidermique. Il confirme donc les résultats de Strasburger.

M. Walld (Marshall) (2) examine le *Gymnadenia conopsea* et quelques Angiospermes. Il décrit le développement du sac embryonnaire dans le *Butomus umbellatus* et ses observations ne concordent pas avec celles de M. Vesque.

Un peu plus tard, MM. Treub et Mellink (3) publient une note sur ce sujet controversé. Ils admettent que le schéma de Strasburger n'est pas général. Le sac résulte, il est vrai, de l'agrandissement de la cellule inférieure. Mais parfois, quand il y a deux cellules mères spéciales seulement, tantôt c'est la supérieure, tantôt c'est l'inférieure qui s'agrandit (*Narcissus*); parfois aussi c'est constamment la supérieure (*Agraphis patula*) ; enfin parfois la cellule sous-épidermique devient directement le sac (*Lilium, Tulipa*).

Il appartenait à notre savant maître, M. le professeur Guignard, de trancher la question d'une façon définitive et de clore la discussion par des observations aussi consciencieuses que nombreuses (4). Les résultats de ses travaux ont pleinement confirmé la manière de voir de M. Strasburger et démontré d'une façon

(1) Fischer. — *Jenaïsche Zeitschrift.*

(2) Walld. — *On the embryosac*, etc. ; et *A contribution*, etc.

(3) Treub et Mellink. — *Notice sur le développement du sac embryonnaire*, etc.

(4) Guignard. — *Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses* et *Rech. sur le sac embryonnaire*, etc.

irréfutable que jamais, dans aucun cas, le sac embryonnaire ne provenait de la fusion de deux cellules. Cette manière de voir, contre laquelle on n'a depuis du reste essayé aucune objection, est donc définitivement acquise. C'est en nous appuyant sur les recherches de M. Guignard que nous allons décrire les principaux types que présente le développement du sac embryonnaire. Nous examinerons tout d'abord la formation du sac embryonnaire, puis nous verrons de quelle manière se constitue l'oosphère à l'intérieur du sac.

b. *Formation du sac embryonnaire.*

Pour la clarté des descriptions qui vont suivre, nous appellerons, avec M. Guignard, *cellule apicale* la première des deux cellules nées par division horizontale de la cellule mère axile sous-épidermique (*cellule privilégiée* de Warming), qui touche à l'épiderme du nucelle ; et *cellule subapicale* la seconde qui n'est autre chose que la cellule *mère primordiale* de Warming. Nous appellerons aussi *noyaux polaires* les deux noyaux qui se détachent des deux groupes cellulaires opposés, pour se fusionner en un noyau secondaire du sac embryonnaire.

1. *Monocotylédones.* — Dans les *Tulipa*, les *Lilium*, ainsi qu'il résulte des observations de MM. Mellink et Treub, la cellule axile sous-épidermique ne se divise pas et devient directement le sac embryonnaire.

Dans le *Commelyna stricta*, la grande cellule axile sous-épidermique, pourvue d'un gros noyau et de nombreuses granulations, se divise vers le tiers supérieur ; puis, la cellule fille inférieure refoule la supérieure et devient le sac embryonnaire.

Dans le *Cornucopiæ nocturnum*, la cellule axile sous-épidermique (Fig. 32, I) se divise en deux cellules inégales (II). La cellule apicale peut se segmenter pour donner une calotte de deux cellules. La cellule subapicale se partage par une cloison qui se courbe vers

le haut en deux cellules filles (III), dont l'inférieure deviendra le sac embryonnaire, en refoulant sa congénère ainsi que la calotte (IV).

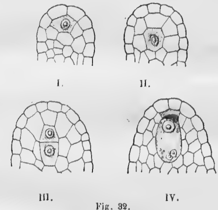


Fig. 32.
Cornucopiæ nocturnum.

Dans le *Tricyrtis hirta*, la cellule axile se divise en deux cellules, puis le noyau de la cellule inférieure se divise à son tour pour donner une seconde cloison rapprochée du sommet. Les deux cloisons ne tardent pas à se courber vers le haut sous la pression exercée par la cellule inférieure qui devient le sac embryonnaire. La cellule axile devient donc directement la cellule mère du sac.

Dans l'*Yucca gloriosa* (Fig. 33, I, II), la cellule axile sous-épidermique du nucelle se partage en une cellule apicale qui sera l'origine d'une calotte de quelques cellules, et une cellule subapicale ou cellule mère qui donnera, par deux divisions successives, trois

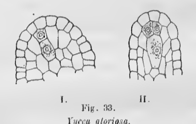
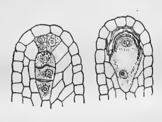


Fig. 33.
Yucca gloriosa.

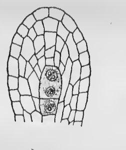
cellules superposées dont l'inférieure, en s'agrandissant et en refou-

lant les autres, deviendra le sae embryonnaire (Fig. 34, I, II.) Dans quelques cas, c'est la cellule intermédiaire qui devient le sae embryonnaire; il y a donc une antieline au-dessous de lui



I. II.
Fig. 34.
Yucca gloriosa.

Dans les *Agraphis patula*, *A. nutans* et *A. campanulata*, la cellule apicale donne une ealotte très épaisse (Fig. 35, I); dans la cellule subapicale se forment bientôt deux cellules filles, qui ne tardent pas à devenir inégales(Fig. 35, I). La cellule supérieure s'allonge en refoulant le tissu de la ealotte, tandis que la cellule infé-







I. II. III.
Fig. 35.
Agraphis nutans.

rieure demeure à peu près stationnaire (Fig. 35, II). Celle-ei constitue une antieline, tandis que la cellule supérieure devient le sac embryonnaire (Fig. 35, III). Il faut noter que le noyau de l'anticline

se divise en même temps que celui du sac. Quand l'appareil sexuel est constitué, l'anticline renferme quatre noyaux (III).

Enfin dans le *Bilbergia Cappei*, la cellule apicale produit une calotte assez épaisse, tandis que la cellule subapicale se divise en quatre cellules filles, dont l'inférieure devient le sac embryonnaire.

2. *Dialypétales* — Dans le *Medicago arborea*, la cellule axile sous-épidermique se divise, comme à l'ordinaire, horizontalement. La cellule apicale donne une calotte peu développée, et la cellule subapicale reste constamment indivise ; elle s'accroît rapidement, et devient directement le sac embryonnaire.

Chez certains *Orobus*, on trouve une cellule apicale qui reste généralement indivise, et une cellule subapicale qui donne deux cellules filles ; l'inférieure devient le sac embryonnaire.

Dans le *Clematis cirrhosa*, la cellule prédestinée se divise transversalement (Fig. 36, I, II), et des divisions semblables se font dans les

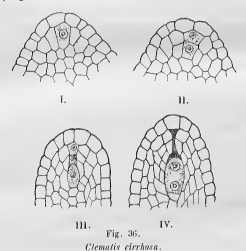


Fig. 36.
Clematis cirrhosa.

cellules sous-épidermiques adjacentes. Une deuxième cloison apparaît dans la cellule inférieure (III); elle a généralement, comme la première, une plus grande épaisseur que les parois des cellules environnantes. Là s'arrêtent les divisions de la cellule sous-épidermique, qui

est par conséquent, dès l'origine, la cellule mère. Il n'y a pas formation de cellule apicale. Peu de temps après leur formation, les deux cellules filles supérieures subissent une résorption rapide, et se rétrécissent sous la pression exercée sur elles par les cellules adjacentes. Bientôt elles ne sont plus représentées que par une mince bande, qui s'étend de l'épiderme à la cellule du sac (Fig. 36, IV).

Dans le *Ruta graveolens*, il y a division de la cellule prédestinée. La cellule apicale produit une calotte assez épaisse, tandis que la cellule subapicale se divise d'abord par une cloison, puis très souvent la cellule supérieure se divise à son tour. Cette marche du cloisonnement de la cellule subapicale est peu connue. Les trois cellules filles ainsi formées ont un égal volume ; c'est toujours l'inférieure qui produit le sac embryonnaire.

Dans le *Cuphea Jorullensis* (Fig. 37), la cellule apicale donne une calotte très épaisse, et la cellule subapicale présente quatre

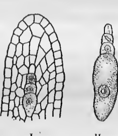


Fig. 37. — *Cuphea Jorullensis.*

cellules filles. C'est l'inférieure qui s'agrandit pour constituer le sac embryonnaire (II).

Dans le *Cercis siliquastrum* (Fig. 38), la cellule apicale se segmente transversalement à plusieurs reprises, et donne ainsi cinq ou six cellules superposées. La cellule subapicale, jusque-là indivise, se cloisonne à son tour en quatre cellules égales au début. C'est encore ici la cellule inférieure qui deviendra le sac embryonnaire, mais avant même qu'elle se soit agrandie pour aboutir à sa formation, le noyau des cellules centrales se divise parfois en deux

noyaux (I); les divisions ne vont pas au delà. Il y a donc ici une équivalence qui tend à s'établir entre les cellules issues de la cellule subapicale.

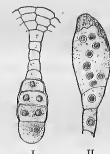


Fig. 38. — *Cercis siliquastrum.*

Dans les Rosacées, la formation du sac est loin d'être aussi simple que dans les exemples précédents.

Dans le *Rosa livida*, étudié par M. Strasburger (1), plusieurs cellules sous-épidermiques se comportent comme la cellule unique que nous avons considérée jusqu'ici. On a donc plusieurs cellules apicales qui donnent naissance à une calotte plus large, recouvrant tout autant de rangées de cellules subapicales. Chacune de ces cellules subapicales produit quatre cellules filles; et les cellules les plus internes de chaque rangée deviennent, en grandissant, tout autant de sacs embryonnaires, dont un seul toutefois arrive à terme, les autres s'arrêtant à divers états.

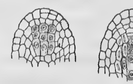


Fig. 39. — *Eriobotrya Japonica.*

M. Guignard a étudié l'*Eriobotrya japonica*. Dans la Fig. 39, I, on voit un nucelle développé, dont la partie centrale présente trois

(1) Strasburger. — *Ang. u. Gymnosp.*

séries parallèles de cellules, séparées par des cloisons épaisses. Chaque série comprend trois cellules filles, nées dans la cellule subapicale, et surmontées par une calotte réduite à une seule cellule pour chaque série axile. Le nombre des cellules filles fournies par

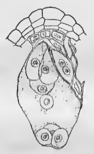


Fig. 40. — *Eriobotrya Japonica.*

chaque cellule subapicale est variable, et de plus, le sac embryonnaire peut provenir de l'une quelconque d'entre elles ; souvent il est dû, comme dans la généralité des cas, à l'agrandissement de la cellule fille inférieure (Fig. 40). Mais, parfois, la cellule du sac est l'avant-dernière ; il y aura donc une anticline.

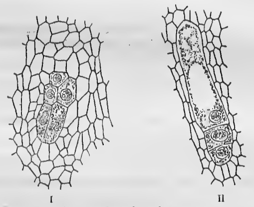


Fig. 41. — *Loranthus sphærocarpus.*

M. Treub (1) a étudié la formation du sac embryonnaire dans plusieurs *Loranthus*. Dans le *Loranthus sphœrocarpus* (Fig. 41),

(1) Treub. — *Observat. sur les Loranthacées.*

quatre ou cinq cellules sous-épidermiques du mamelon ovulaire deviennent plus volumineuses que leurs voisines, et représentent des cellules mères primordiales. Chacune d'elles se divise en trois cellules filles; la supérieure donne le sac, surmontant ainsi deux anticlines.

Dans le *Loranthus pentandrus*, le canal stylaire s'élargit à la base en cavité ovarienne. Les cellules sous-épidermiques du fond de la cavité s'allongent fortement et constituent un ensemble semblable à un hyménium d'Ascomycète et renfermant les cellules mères des sacs embryonnaires ; ceux-ci se développent au nombre de cinq à huit, les autres cellules avortent. Les sacs s'allongent énormément et entrent dans le style, à l'intérieur duquel ils s'élèvent à des niveaux différents. La base de chaque sac est assez large, mais la partie qui suit est rétrécie en tube étroit et ne s'élargit de nouveau qu'au sommet.

La partie rétrécie se trouve généralement à côté du canal stylaire, mais l'extrémité gonflée, renfermant les appareils sexuels, se trouve toujours dans le canal stylaire attendant la fécondation.

Dans le Gui (1), les organes femelles apparaissent au sommet même de l'axe de la fleur. Très près du sommet végétatif, plusieurs cellules, séparées les unes des autres par un nombre variable d'assises cellulaires, se font remarquer par leurs dimensions plus grandes et leur contenu plus épais : ce sont les cellules mères des sacs embryonnaires. Chacune d'elles se divise en deux par une cloison horizontale; le noyau de la cellule supérieure se divise en deux, mais il ne se forme pas de nouvelle cloison pour séparer ces deux noyaux. La cellule inférieure devient le sac embryonnaire ; pour cela, sa partie supérieure s'allonge considérablement en digérant les cellules qu'elle rencontre, et son noyau subit quatre bipartitions successives, comme chez les autres Angiospermes.

3. *Gamopétales.* — Dans les Gamopétales, la cellule axile sous-

(1) Jost. — *Zur Kenntniss*, etc.

épidermique ne se divise jamais en une cellule apicale et une cellule subapicale ; elle devient directement la cellule mère primordiale du sac embryonnaire et, par suite, il n'y a pas de calotte. Dans chaque cellule mère, il se forme ordinairement quatre cellules filles, rarement trois seulement (Fig. 42). C'est toujours la

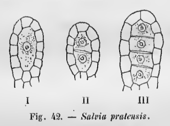


Fig. 42. — *Salvia pratensis.*

cellule inférieure qui devient le sac embryonnaire sans donner d'anticlines (Fig. 46, I). Cependant, d'après M. Marshall Ward, dans le *Pyrethrum balsaminatum*, le sac embryonnaire ne proviendrait pas de la cellule fille inférieure qui deviendrait une anticline.

4. *Gymnospermes.* — Chez les Gymnospermes, le sac embryonnaire se forme de la même manière que chez les Angiospermes.

Dans le *Ceratozamia longifolia* (1), avant qu'aucune différenciation n'apparaisse à la surface des lobes ovulaires, il y a audessous de l'épiderme différenciation d'un groupe de cellules, au milieu desquelles se distinguent dès lors les cellules mères primordiales. Plus tard, quand l'ovule est formé, une seule des cellules mères primordiales, et généralement la cellule centrale, s'agrandit plus que les autres et devient la cellule mère du sac. Elle se divise ensuite en trois éléments superposés, et c'est normalement la cellule inférieure de cette rangée qui devient le sac embryonnaire ; les deux autres sont refoulées. Ainsi donc chez les Cycadées, on a, comme chez les Rosacées, plusieurs cellules mères primordiales, dont une seule devient la cellule mère définitive du sac.

Dans les Gnétacées, on trouve une seule cellule mère primordiale.

(1) Treub. — *Rech. sur les Cycadées.*

Dans les Conifères, on trouve les deux types; ainsi les Taxinées présentent une pluralité de cellules mères primordiales, tandis que les Abiétinées et les Cupressinées se comportent comme les Gnétacées.

En résumé, le sac embryonnaire ne *provient jamais de la fusion de deux cellules ;* il est dû constamment à l'agrandissement d'une seule cellule. C'est le plus souvent la cellule fille inférieure, parmi celles qui naissent dans la cellule subapicale, qui s'agrandit en sac embryonnaire ; quelquefois c'est l'une des autres cellules filles, de sorte qu'une certaine équivalence tend à s'établir entre elles. Dans ce dernier cas seulement, il existe une ou plusieurs anticlines.

Tantôt la cellule axile sous-épidermique du nucelle se divise en donnant, au contact de l'épiderme, une cellule apicale ou initiale de la calotte, et au-dessous une cellule subapicale ou cellule mère ; tantôt elle est, dès l'origine, la cellule mère du sac.

Les deux cas peuvent se rencontrer chez les Monocotylédones et les Dialypétales ; chez les Gamopétales, on n'observe jamais que le second cas.

La cellule mère primordiale reste indivise ou se partage en un nombre variable de cellules filles. Elle ne se divise pas dans les *Lilium*, *Tulipa*, *Medicago*, *Melilotus*, etc., et devient directement le sac embryonnaire. Lorsqu'elle se divise, elle peut donner deux cellules filles (*Cornucopiæ*, *Commelyna*, *Narcissus*, *Orobus*, *Pisum*), trois (*Tricyrtis*, *Yucca*, *Iris*, *Canna*, *OEnothera*, *Berberis*, *Saxifraga*, *Cuphea*, *Faba*, *Phaseolus*, *Monotropa*, etc.), quatre (*Bilbergia*, plusieurs Graminées, *Hemerocallis*, *Acacia salicifolia*, *Cercis*, *Psoralea*, *Malva* et la plupart des Gamopétales), ou un plus grand nombre (Rosacées, *Helianthemum*).

Dans la plupart des Angiospermes, la cellule du sac est la cellule fille inférieure. Quelquefois c'est la cellule supérieure qui se développe seule : les cellules inférieures, au nombre de une (*Agraphis*), deux (*Loranthus*), ont reçu le nom d'*anticlines*.

Cependant, quelquefois, plusieurs de ces cellules superposées

s'agrandissent en même temps, divisent leur noyau et tendent à devenir des sacs embryonnaires (Rosacées, *Cercis, Narcissus, Melica*).

D'autres fois, il peut y avoir pluralité de cellules privilégiées qui se comportent comme il vient d'être dit. Cette pluralité peut être accidentelle (*Ribes*, *Viola*, *Sempervivum*) ou constante (Rosacées, *Loranthus*, Cycadées, Taxinées) ; mais un seul de ces sacs arrive à terme.

La plupart des Gamopétales n'ont pas de calotte : le sac confine directement à l'épiderme. En grandissant, le sac résorbe l'épiderme et vient toucher la face interne de l'unique tégument.

c. — *Formation de l'oosphère.*

Les phénomènes d'où résulte la formation de l'oosphère, étant essentiellement différents dans les Angiospermes et les Gymnospermes, devront être examinés séparément dans ces deux groupes.

1. *Angiospermes.* — Comme nous l'avons fait pour la formation du sac embryonnaire, nous examinerons ici un certain nombre de types, chez lesquels le développement de l'appareil sexuel femelle présente quelques particularités à signaler.

Dans le *Cornucopiæ nocturnum*, pendant que la cellule fille inférieure s'agrandit pour former le sac embryonnaire, son noyau se divise et chacune des moitiés se porte à l'une des extrémités du sac ; une vacuole apparaît au centre de la cellule. L'un et l'autre noyau se divisent de nouveau et simultanément suivant l'axe du sac ; puis chacun des noyaux se divise encore une fois ; pour le noyau proche du sommet et le plus rapproché de la base, la division s'opère dans une direction perpendiculaire à l'axe du nucelle ; pour les deux autres, elle a lieu parallèlement à l'axe. Le sac embryonnaire contient donc finalement huit noyaux, quatre dans la région micropylaire et quatre dans la région chalazienne. Trois des

noyaux supérieurs s'entourent de protoplasme et forment trois cellules nues. Les deux cellules insérées au même niveau, au sommet, sont les synergides; la troisième, placée un peu plus bas, latéralement, est l'oosphère. Autour de chacun des trois noyaux les

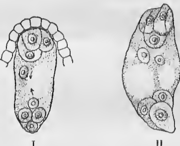


Fig. 43. — *Cornucopiæ nocturnum.*

plus inférieurs, se condense aussi une masse de protoplasme qui bientôt s'entoure de cellulose ; ce sont les cellules antipodes qui ne tardent pas à devenir très volumineuses. Les deux noyaux restés libres, sont les noyaux polaires ; le noyau polaire inférieur s'avance

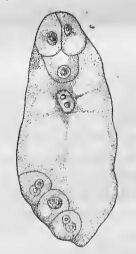


Fig. 44. — *Cornucopiæ nocturnum.*

vers le haut pour se fusionner avec le noyau polaire supérieur (Fig. 43) et former ainsi le noyau du sac embryonnaire (Fig. 44).

Dans l'*Aloe sinensis*, les synergides se distinguent à peine de l'oosphère et les trois cellules s'insèrent sur une large surface au même niveau. Les trois antipodes restent très petites et paraissent

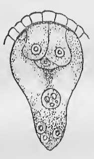


Fig. 45. — *Aloe sinensis*.

dépourvues de membranes cellulaires; la fusion des deux noyaux polaires a lieu au-dessus d'elles et produit un très gros noyau secondaire (Fig. 45).

Le *Crocus vernus* présente un intérêt spécial par l'allongement et la striation des synergides à leur partie supérieure ; elles percent la paroi du sac embryonnaire et s'allongent dans le micropyle. Schacht avait donné le nom d'appareil filamenteux à l'espèce de coiffe surmontant ces cellules. Dans le *Crocus sativus*, cet allongegement des synergides est bien moins prononcé et la striation, même à un âge avancé, est peu appréciable.

Dans le *Salvia pratensis* (Fig. 46), la cellule du sac s'agrandit, pendant que les cloisons des trois cellules filles superposées se courbent fortement vers le haut et se gélifient; l'épiderme subit la même dégénérescence et par suite le sac embryonnaire, dont le noyau s'est déjà divisé, se trouve en contact avec l'assise interne du tégument.

Quand les cellules sexuelles sont formées, elles offrent la disposition de la Fig. 46, II ; les synergides ont leur membrane commune sur la ligne médiane du sac embryonnaire; l'oosphère s'insère latéralement au-dessous d'elles. Peu à peu les synergides s'allon-

gent en pointe au sommet pendant que les vacuoles se forment à la base (III); l'oosphère, pourvue d'un gros noyau, descend dans la

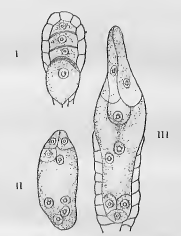


Fig. 46. — *Salvia pratensis.*

partie renflée du sac embryonnaire. Les antipodes sont disposées sur deux plans à la base du sac. Ce mode de développement de l'appareil sexuel peut être considéré comme à peu près général chez les Gamopétales.

Cependant le *Conyza ambigua* présente un phénomène un peu particulier qu'il convient de signaler en détail. Le sac embryonnaire se forme comme dans toutes les Gamopétales (Fig. 47, I, II).

Après la dernière bipartition nucléaire, on voit les deux synergides étroitement accolées et placées de chaque côté du plan de

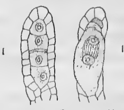


Fig. 47. — *Conyza ambigua.*

symétrie; au-dessous d'elles, et latéralement, l'oosphère, et du côté opposé, le noyau polaire supérieur (Fig. 48, I). Les antipodes sont

dès le début pourvues de membranes cellulaires très distinctes. L'inférieure est toujours séparée des deux autres par une cloison horizontale. Souvent les antipodes sont superposées et séparées par des cloisons légèrement courbées vers le haut. Il

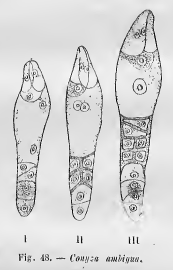


Fig. 48. — *Conyza ambigua.*

en est ainsi dans la Fig. 48, I, où l'antipode inférieure s'est même divisée par une cloison. Un peu plus tard, l'antipode supérieure se divise en deux cellules contre la paroi du sac embryonnaire. Un sac embryonnaire plus âgé (Fig. 48, II), renferme six antipodes, nées par bipartition de chacune des trois antipodes primitives. Le nombre des antipodes augmente progressivement et forme un tissu qui pourrait être pris pour des anticlines si on n'en avait suivi la formation. La Fig. 48, III montre un sac embryonnaire arrivé à son complet développement, on voit que les cloisons affectent des directions variables, et leur gonflement varie suivant la partie du tissu considéré ; dans le cas actuel, il est plus marqué vers le haut.

Dans les Santalacées, il aurait existé une réduction remarquable

d'après les recherches de Griffith, Hofmeister et Schacht ; en outre, dans le genre *Santalum*, M. Strasburger avait décrit deux oosphères au lieu d'une : c'était la seule exception connue. M. Guignard a montré (1) que dans les plantes de cette famille l'appareil reproducteur possédait une structure semblable à celle des autres Angiospermes. De plus, dans les *Santalum*, il y a une seule oosphère qui descend plus bas que les deux synergides. Si M. Strasburger a cru à la présence de deux oosphères, c'est que l'une des synergides s'entourant de cellulose peut persister à côté de l'œuf.

Dans les Loranthacées, la dégradation atteint les dernières limites possibles. Après que le sac embryonnaire s'est formé comme il a été

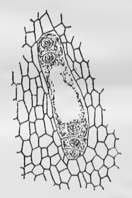


Fig. 49
Loranthus sphærocarpus.

dit chez les *Loranthus*, le noyau du sac subit une première division ; puis un des noyaux filles monte au sommet et s'y divise (Fig. 49). Il n'y a pas de divisions ultérieures. De ces deux noyaux, l'un devient l'oosphère, l'autre demeure libre et nu. L'appareil sexuel comprend toujours deux cellules; il n'y a pas d'antipodes.

(1) Guignard. — *Observ. sur les Santalacées.*

En résumé, le nombre des cellules de l'appareil femelle et des antipodes, à part quelques exceptions (*Loranthus*), est remarquablement constant, mais leur disposition et leur manière d'être sont variables.

Chez les Monocotylédones, l'oosphère peut s'insérer à la même hauteur que les synergides, au sommet (*Commelyna, Aloe, Narcissus, Canna*, etc.), ou plus bas latéralement (*Cornucopiæ, Yucca, Crocus*); les antipodes sont petites (*Tricyrtis, Yucca, Aloe*) ou volumineuses (*Commelyna, Agraphis, Ruscus*); la fusion des noyaux polaires s'effectue ordinairement au milieu, rarement vers le haut (*Cornucopiæ*).

Chez les Dialypétales, l'oosphère possède son noyau à la base; son insertion est latérale et elle descend généralement beaucoup plus bas que les deux synergides; les antipodes sont petites (*Saxifraga*, Crucifères, etc.), ou volumineuses (Renonculacées); la fusion des noyaux polaires se produit au centre (*Ribes, Ruta*, Renonculacées), ou vers le haut du sac (Rosacées, *Œnothera, Cuphea, Capsella*, etc.)

Chez les Gamopétales, les synergides ont une forme caractéristique; elles s'allongent et se rétrécissent en pointe au sommet; leur vacuole est volumineuse. L'oosphère est toujours insérée latéralement et son noyau est plus gros que celui des synergides; les antipodes sont rarement au même niveau (*Lonicera*), le plus souvent elles sont superposées; elles peuvent quelquefois donner un tissu de nature spéciale (*Conyza*); enfin les noyaux polaires se fusionnent vers le centre (*Lonicera*) ou vers le haut (Composées).

2. *Gymnospermes.* — Nous avons déjà vu quelle était la structure du nucelle des Gymnospermes; il reste maintenant à en étudier le développement. Le noyau du sac embryonnaire subit aussi trois bipartitions successives et produit ainsi huit nouveaux noyaux comme chez les Angiospermes. Mais ici les choses n'en restent pas là, car le phénomène de la bipartition continue sans

aucune interruption pendant longtemps encore avant que se constitue l'oosphère. Les divisions se répètent jusqu'à ce que les nouveaux noyaux soient assez nombreux pour former une double assise dans le protoplasme pariétal. Autour de ces noyaux se constituent en peu de temps tout autant de cellules. Puis ces cellules se multiplient ensuite par files rayonnantes jusqu'à ce que la cavité du sac en soit remplie.

L'endosperme est alors constitué. Certaines des cellules périphériques primitives ne se cloisonnent pas comme les autres et demeurent beaucoup plus grandes ; c'est aux dépens de ces cellules que se formeront les corpuscules. A cet effet, chacune d'elles se divise par une cloison horizontale en une petite cellule supérieure et une grande cellule inférieure. La première reste rarement simple (*Tsuga*) ; le plus souvent elle se partage, par deux cloisons en croix, en quatre cellules disposées en rosette dans le même plan. En s'écartant au centre, ces petites cellules formeront le *col* du corpuscule. Parfois cette cellule se découpe en outre par une ou deux cloisons tangentielles et le col du corpuscule est formé de deux ou trois étages superposés (*Pinus*, *Picea*).

Tout le reste du corpuscule, constituant une ample cellule, est la cellule centrale, qui est remplie d'un protoplasme abondant avec un noyau. Dans celle-ci s'opère tôt ou tard une division du noyau ; de ces deux noyaux, l'un se porte en haut et y devient le centre de formation d'une cellule très délicate, la *cellule du canal*, qui se détruit peu de temps avant la fécondation après s'être insinuée entre les cellules de la rosette et les avoir écartées, ce qui a pour effet de provoquer la formation du canal du col du corpuscule. La grande cellule inférieure, à noyau médian, est l'oosphère. En somme, un corpuscule arrivé à cet état est une grosse cellule centrale, surmontée d'une rosette placée sous la membrane du sac embryonnaire, ou plus fréquemment éloignée de celui-ci par un espace vide en entonnoir qui est résulté de ce que l'albumen a augmenté de volume tout autour de cet espace.

Tantôt tous les corpuscules se touchent latéralement et deviennent prismatiques (Cupressinées) ; tantôt ils sont séparés au moins par une et souvent par plusieurs assises de cellules et sont alors ovoïdes (Abiétinées). Leur nombre est très variable : trois à cinq dans les Abiétinées ; trois à quinze et davantage dans les Cupressinées; cinq à huit dans l'If, etc.

Dans le *Welwitschia*, la cellule de l'endosperme qui doit produire le corpuscule, devient directement et toute entière l'oosphère ; il n'y a ni rosette, ni cellule de canal.

CHAPITRE III

FÉCONDATION ET FORMATION DE L'ŒUF

L'action du pollen sur l'ovule comprend deux phases : 1° le transport du pollen sur le stigmate ou *pollinisation;* 2° la germination du pollen et le développement du tube pollinique, qui amène le gamète mâle au contact du gamète femelle, d'où résulte la fécondation.

§ 1. Historique.

Dès qu'on eût reconnu dans le pollen une substance destinée à féconder la jeune graine, soit en donnant la vie à un embryon préexistant, soit en déterminant sa formation, tous les naturalistes voulurent expliquer la manière d'agir de ces grains.

Samuel Morland (1) émit l'idée que les grains eux-mêmes pénétraient dans le canal central du style, venaient se loger dans l'ovule, et y donnaient naissance à l'embryon. Cette opinion de Morland était aussi celle de Malpighi, de Bonnet et de Duhamel.

Vaillant repoussa l'opinion de Morland et lui en substitua une bien invraisemblable. Pour lui, le style transmettait aux ovules, non pas les grains de pollen, mais seulement « la vapeur ou « l'esprit qui, se dégageant des grains de poussière, va féconder « l'œuf. »

(1) MORLAND. — *Philos. trans.*, 1703.

Geoffroy, Hill et d'autres admirent que la partie la plus subtile du pollen seule parvenait jusqu'aux ovules et y formait l'embryon. C'était en somme l'opinion de Vaillant.

A l'hypothèse de Morland, de Vaillant, etc., en succéda une autre, soutenue par Needham et de Jussieu, d'après laquelle les grains crevaient sur le stigmate, et les granules qu'ils contenaient, absorbés par le stigmate, allaient former l'embryon. Plus tard Hedwig se rangea à cette opinion.

Kœlreuter dit qu'à la maturité, les granules sont transformés en une substance résineuse qui passe à travers les pores du pollen et pénètre dans le stigmate. Gœrtner et Link (1) adoptent cette manière de voir.

A ce moment-là régnaient donc deux opinions différentes au sujet du mode d'action du pollen sur les ovules : 1° émission de granules renfermés dans le pollen à la surface du stigmate; 2° transpiration lente d'un fluide résineux à travers les membranes du grain. Il faut encore citer l'opinion de l'École allemande (Schelver, Henschel) qui, voulant nier la fécondation, regardait le grain de pollen comme propre à amener la mortification du stigmate et par là à produire le développement de l'embryon.

Ce fut Amici (2) qui fit le premier pas vers la détermination de la marche de la fécondation; en examinant les poils du stigmate du Pourpier pour voir les mouvements du protoplasme, il vit sur l'un des poils un grain de pollen éclater et lancer au dehors une espèce de boyau assez transparent. Il put constater que cet organe n'était autre chose qu'un simple tube formé d'une membrane délicate avec un contenu granuleux.

L'observation ne fut pas poussée plus loin, et ce fait très important en lui-même aurait pu ne pas faire avancer la science, s'il n'avait singulièrement frappé Brongniart, qui commença une

(1) Link. — *Grundlehren*, etc.

(2) Amici. — *Osservazioni*, etc.

série de recherches dont il donnait les résultats dans un mémoire à l'Académie des Sciences, à la fin de l'année 1826 (1).

Brongniart y disait entre autres choses : « Dans tous les pollens « que j'ai examinés avec soin, après qu'ils avaient séjournés un « temps plus ou moins considérable sur le stigmate, j'ai trouvé un « appendice tubuleux d'une longueur variable, formé par une « membrane extrêmement mince et transparente, qui sortait « évidemment de l'intérieur du pollen par une ouverture acci- « dentelle, ou par un trou particulier pratiqué dans la membrane « externe. Cet appendice contenait un assez grand nombre de « granules polliniques, et était évidemment une expansion de la « membrane interne du grain de pollen. »

C'est donc Brongniart qui a le premier reconnu l'origine réelle du tube pollinique et qui l'a vu pénétrer dans le stigmate. « Si « l'on fait, dit-il, une coupe longitudinale mince d'un stigmate « couvert de pollen au moment de la fécondation, et qu'on l'exa- « mine avec une très forte loupe, on verra que chacun des grains « de pollen, qui couvrent en entier la surface du stigmate, envoie « dans son intérieur un long appendice tubuleux qui pénètre « entre les utricules et dans leur direction jusqu'à une assez « grande profondeur. » Mais Brongniart ne put suivre ce tube jusqu'aux ovules.

Ce n'est que quelques années plus tard qu'on a suivi le tube pollinique jusque dans l'intérieur de l'ovule. Ce fut Amici qui prit la plus grande part à cette découverte ; dans une lettre adressée à Mirbel (1830), et plus tard dans une communication au Congrès des savants italiens, à Pise (1839), il annonça qu'il avait suivi le tube jusque dans le micropyle de l'ovule. Dès lors on n'avait plus qu'à rechercher comment les choses se passaient à l'intérieur même de l'ovule ; c'est à quoi ont tendu les observations d'un grand nombre de travaux modernes, qui nous ont amenés aux notions que nous

(1) Brongniart. — *Mémoire sur la génération*, etc.

avons actuellement sur la fécondation. Il serait trop long de résumer tous ces travaux l'un après l'autre; on en trouvera l'énumération dans l'Index bibliographique. Au surplus, les faits relatés dans bon nombre d'entre eux seront exposés dans ce qui va suivre.

§ 2. Transport du pollen sur le stigmate. Pollinisation.

Le transport du pollen sur le stigmate constitue la *pollinisation*. Quand la pollinisation s'effectue entre les étamines et le stigmate de la même fleur, elle est *directe;* il y a, comme on le dit souvent, *autofécondation*. Le transport du pollen d'une fleur sur le stigmate d'une autre fleur constitue la pollinisation *indirecte;* il y a alors *fécondation croisée*. Ce croisement sexuel entre plantes de même espèce est appelé *métissage* et la plante qui en provient est un *métis*.

a. *Pollinisation indirecte*

On crut d'abord que dans les fleurs hermaphrodites, le contact du pollen avec le stigmate était assuré; en un mot, que l'autofécondation était une règle sans exception. Mais, à la fin du siècle dernier, Sprengel (1) introduisit à cet égard un point de vue tout nouveau. Il constata que dans la majorité des fleurs la fécondation est impossible sans l'intervention des insectes, et il alla même jusqu'à reconnaître cette loi que Darwin devait mettre en lumière plus tard, à savoir que « la nature semble répugner à ce qu'une fleur complète se féconde au moyen de son propre pollen »; que la fécondation croisée est le but vers lequel la nature tend de tous ses efforts.

D'autres observateurs confirmèrent les idées de Sprengel, qui étaient néanmoins tombées dans l'oubli, lorsque l'apparition du livre de Darwin, sur l'origine des espèces (2), vint leur donner la

(1) SPRENGEL. — *Das entdeckte Geheimniss*, etc., 1793.
(2) DARWIN. — *On the origin of species*, 1859.

considération qu'elles méritaient. Darwin y formulait la proposition suivante, conforme à celle de Sprengel : « C'est une loi générale « de la nature, quelque ignorants d'ailleurs que nous soyons sur « le pourquoi d'une telle loi, que nul être organisé ne peut se « féconder lui-même pendant un nombre indéfini de générations, « mais qu'un croisement avec un autre individu est indispensable « de temps à autre, quoique parfois à de très longs intervalles. »

Quelques années après, Darwin donnait une consécration à la théorie nouvelle en décrivant les phénomènes d'adaptation réciproque des insectes et des plantes (1). Darwin y démontre que la fécondation croisée est la règle. Des expériences variées lui montrent constamment que, dans la lutte pour l'existence, les plantes soumises à la fécondation croisée l'emportent sur les individus de même espèce astreints à l'autofécondation.

La différence entre les métis et la postérité directe des générations s'accuse à la fois dans la dimension et le poids du corps végétatif, dans l'époque et l'abondance de la floraison, enfin dans la fécondité appréciée par le nombre des fruits et des graines. Ainsi, dans l'*Ipomœa purpurea*, les métis sont supérieurs aux descendants directs dans les proportions suivantes :

Hauteur des tiges........................	100 à 76
Poids du corps aérien......................	100 à 44
Productivité appréciée par le nombre des graines.	100 à 35
Poids des graines.........................	100 à 83

Dans le *Brassica oleracea*, les différences sont encore plus saillantes : le poids du corps aérien varie de 100 à 37 ; dans le *Petunia violacea*, de 100 à 32.

Il est donc aujourd'hui clairement démontré que la fécondation croisée est en tous points essentiellement avantageuse pour les plantes. Voyons rapidement quelles sont les dispositions florales

(1) Darwin. — *On the various contrivances*, etc., 1862 ; *De la fécondation des Orchidées*, etc., 1870, et *Effets de la fécondation croisée*, etc., 1877.

qui facilitent la pollinisation indirecte, et en second lieu quels sont les agents extérieurs susceptibles de favoriser ce mode de fécondation.

1. *Dispositions facilitant la pollinisation indirecte.* — La plus simple de toutes les dispositions, c'est lorsque la plante est dioïque ou monoïque. Dans ce cas, en effet, la fécondation croisée est la règle. En ce qui concerne les espèces dioïques, on ignore complètement les causes qui déterminent le sexe des différents individus issus de graines semblables. M. Hoffmann (1) a fait une série d'expériences qui tendent à jeter un certain jour sur la question. Toutes choses égales d'ailleurs, la proportion des individus mâles et femelles dans un semis dépend de la densité des graines dans ce semis. Lorsque les graines sont bien serrées les unes contre les autres, le nombre des mâles est beaucoup plus considérable que dans le cas contraire. En cultures serrées on obtient 283 individus mâles pour 108 femelles, et 76 seulement si les graines sont écartées les unes des autres.

Dans les fleurs hermaphrodites, les dispositions particulières au moyen desquelles est assurée la fécondation croisée sont des plus remarquables. En premier lieu, il faut citer la particularité découverte par Sprengel (2), et qui a été étudiée dans ces derniers temps par Darwin, Hildebrand (3), Delpino (4), etc., d'après laquelle les deux organes sexuels n'arrivent pas à maturité au même moment. Il y a un défaut de simultanéité entre le développement de l'androcée et du pistil; il y a alors *dichogamie.* Il en résulte que les cellules sexuelles proches parentes ne peuvent se combiner ensemble, et que la cellule mâle d'un appareil doit s'unir à la cellule femelle d'un autre appareil hermaphrodite.

(1) Hoffmann. — *Ueber Sexualitat*, 1885.
(2) Sprengel. — *Loc. cit.*
(3) Hildebrand. — *Die Geschlechter-Vertheilung*, etc., 1878.
(4) Delpino. — *Ulteriori osservazioni, etc.*, 1870-1875.

Les plantes dichogames sont ou *protandres* ou *protogynes*. Dans les premières, ce sont les étamines qui s'ouvrent à une époque où les stigmates sont encore incapables de recevoir le pollen. C'est plus tard seulement que s'épanouissent les surfaces des stigmates, et le plus souvent, alors que tout le pollen des anthères a été emporté par les insectes ou le vent ; ces stigmates ne peuvent donc être pollinisés que par le pollen de fleurs plus jeunes. Ainsi se comportent les *Geranium*, *Erodium*, *Epilobium*, *Malva*, les Ombellifères, les Composées, les Digitales, etc.

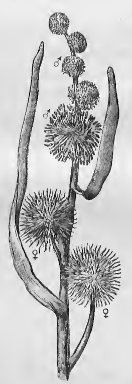


Fig. 50. *Sparganium simplex* : ♂ fleurs mâles ; ♀ fleurs femelles ; gr. nat.

Dans les fleurs dichogames protogynes, le stigmate est apte à être pollinisé à un moment où les anthères de la même fleur ne sont pas encore mûres. Lorsque celles-ci s'ouvrent, le stigmate a déjà

été pollinisé, ou bien il s'est flétri et desséché. Le pollen de cette fleur ne pourra donc être employé que pour féconder les fleurs plus jeunes. Il en est ainsi dans les *Scrophularia nodosa, Mandragora vernalis, Anthoxantum odoratum, Sparganium simplex* (Fig. 50). Dans cette figure, les fleurs femelles sont fécondées, tandis que les capitules d'étamines commencent à peine à s'ouvrir.

Dans d'autres cas, le pollen tombe bien sur le stigmate de la même fleur, mais il y demeure sans action. Il n'exerce son action que s'il est amené sur une autre fleur, ou encore mieux sur des fleurs d'une autre plante de la même espèce. Les plantes qui possèdent cette particularité se montrent donc tout à fait incapables de former des œufs à l'aide de leurs propres gamètes; elles ne sont en somme hermaphrodites qu'au point de vue morphologique, car elles sont nécessairement dioïques au point de vue physiologique (*Corydalis cava, Hypecoum grandiflorum, Papaver somniferum, Verbascum nigrum*, etc.).

Un autre phénomène non moins remarquable, et qui amène également une pollinisation indirecte dans des plantes pourvues de fleurs hermaphrodites, c'est l'*hétérostylie*. Dans ce cas, les fleurs se présentent sous deux ou trois formes, qui diffèrent l'une de l'autre par la longueur du pistil et des étamines, chaque forme se trouvant sur des individus différents.

Dans la Primevère, par exemple, on trouve deux sortes de fleurs, qui se distinguent même extérieurement en ce que les unes sont renflées à la gorge (Fig. 51, I), tandis que les autres sont dépouvues de ce renflement. Dans la première fleur (II), le style est court et le stigmate n'arrive que vers le milieu du tube de la corolle (*g*) ; les étamines, au contraire, ont leurs filets plus longs et leurs anthères sont attachées près de l'ouverture du tube (S). Dans la seconde fleur (IV), le style est aussi long que le tube de la corolle (G) et le stigmate se trouve placé au niveau du bord du tube; les étamines ont leurs filets courts et insérés vers le milieu du tube (S).

La première fleur représente la forme à style court et la seconde la forme à style long.

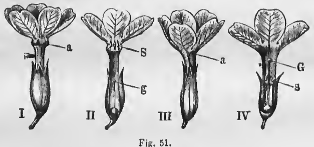


Fig. 51.
Fleurs hétérostylées de Primevère.

Le même phénomène se présente encore chez la Pulmonaire, où l'on trouve des fleurs à style court (I, II, Fig. 52) et des fleurs à style long (III, IV).

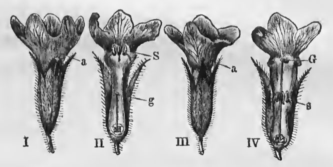
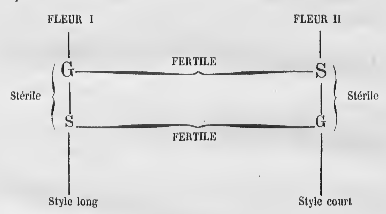


Fig. 52.
Fleurs hétérostylées de Pulmonaire.

Des observations très exactes ont montré que le pollen des étamines d'une fleur à style court est peu apte à féconder le stigmate de cette même fleur; mais il a son plein effet sur le stigmate d'une fleur à long style. Au contraire, le pollen des fleurs à long style ne peut fertiliser d'une façon avantageuse que les stigmates des fleurs

à style court. On peut, en employant les lettres des Fig. 51 et 52, exprimer ces relations de la manière suivante :



Le même dimorphisme se présente encore dans le Sarrasin, plusieurs espèces de Lin, dans toutes les espèces de Primevère, l'*Hottonia palustris*, beaucoup de Rubiacées (*Mitchella*, *Cinchona*, *Faramea*, etc.)

Quelques autres espèces se présentent sous trois formes différentes. La mieux connue à ce point de vue est la Salicaire (*Lythrum Salicaria.*)

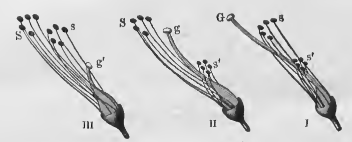
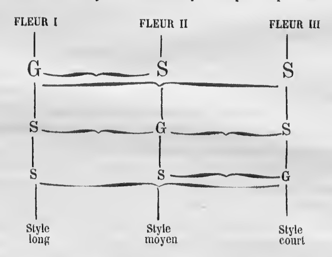


Fig. 53. — Diagrammes des fleurs de Salicaire.
Diagrammes des étamines et du style de la Salicaire (*Lythrum Salicaria*), montrant le trimorphisme de la fleur.

Les fleurs de la première forme ont un style très long (G), cinq étamines de moyenne grandeur (*s*) et cinq étamines très courtes (*s'*). Les fleurs de la seconde forme renferment cinq longues étamines (S),

un style de grandeur moyenne (*g*) et cinq étamines courtes (*s'*). La troisième forme possède cinq longues étamines (S), cinq étamines moyennes (*s*) et un style court (*g'*). Dans toutes ces fleurs, la fécondation n'a lieu que dans les cas suivants : 1° si le pollen des longues étamines tombe sur le stigmate d'un long style; 2° si le pollen des étamines moyennes est transporté sur le stigmate d'un style moyen; 3° si le pollen des étamines courtes arrive au contact des styles courts; tous les autres croisements sont à peu près stériles. Si l'on représente les trois longueurs du style par trois dimensions différentes de la lettre G, et les trois longueurs des étamines par trois dimensions différentes de la lettre S, tous les croisements possibles entre les trois formes susceptibles d'être suivis de bonne fécondation pourront être exprimés par le plan suivant :



Le même trimorphisme s'observe dans certains Oxalis (*Oxalis speciosa*, *O. valdiviana*) et dans certains *Pontederia*.

Quelques chiffres comparatifs permettront de mieux saisir les avantages du métissage dans les fleurs hétérostylées. Le croisement entre formes différentes donne plus de graines que le croisement dans la même forme, dans les proportions suivantes : pour le *Fago-*

pyrum, 100 à 46 ; pour la Pulmonaire, 100 à 35 ; pour le *Linum perenne*, 100 à 20. Dans l'*Oxalis valdiviana*, le rapport atteint 100 à 2 pour les fruits, 100 à 34 pour les graines.

2. *Agents extérieurs favorisant la pollinisation indirecte*. — Dans les nombreuses plantes diclines, ou bien dans les plantes hermaphrodites, mais dichogames ou hétérostylées, le pollen doit être nécessairement transporté d'une fleur à l'autre par l'intermédiaire des agents extérieurs ; ceux-ci sont le plus souvent les insectes et le vent. Mais les insectes et le vent accomplissent la pollinisation indirecte, non seulement pour les fleurs où l'autofécondation est impossible par suite des dispositions signalées, mais encore dans les fleurs hermaphrodites normales où l'autofécondation est susceptible de se produire très facilement. Les insectes, en visitant ces fleurs pour en retirer le nectar, y déposent du pollen qui provient d'une autre fleur de la même espèce, et se chargent d'un nouveau pollen qu'ils déposeront sur d'autres fleurs dans une visite ultérieure. En outre, il faut signaler ce fait en passant, que certaines fleurs pourvues d'anthères et de stigmates ouverts en même temps, sont incapables de se féconder elles-mêmess, par la disposition même des organes et par des obstacles mécaniques. C'est alors ordinairement aux insectes qu'est confié le transport du pollen sur le stigmate, et le plus souvent de telle façon que le stigmate d'une fleur ne puisse être touché que par le pollen d'une fleur différente. Ce résultat est atteint par un ensemble de dispositions souvent très remarquables qui varient dans chaque cas particulier. Il me suffira de citer à ce sujet les exemples bien connus du *Salvia pratensis*, des Orchidées, du *Viola tricolor*, etc. Les plantes chez lesquelles la fécondation est ainsi sous la dépendance des insectes sont dites *entomophiles*.

Le vent est parfois le seul moyen de transport du pollen, comme on le voit pour les arbres de nos forêts ou les herbes de nos prairies. Les plantes dont la pollinisation est exclusivement soumise à

l'action du vent ont des fleurs dépourvues de nectar et par suite sont peu ou pas visitées par les insectes. Elles sont dites *anémophiles*, et présentent un ensemble de dispositions qui rend l'action du vent plus efficace. Elles fleurissent pour la plupart au printemps, à l'époque où soufflent de grands vents, et de plus les fleurs se développent généralement avant les feuilles (Bouleau, Noisetier, Tremble, etc.); la quantité de pollen produit est considérable (nuages de pollen des Conifères); les grains de pollen sont secs et parfois allégés par de petits ballonnets creusés dans l'exine (Pin); les inflorescences, les fleurs ou les étamines sont disposées de manière à être facilement secouées par le vent; les enveloppes florales sont petites et laissent les étamines et les stigmates à découvert.

Enfin dans quelques cas, d'ailleurs assez rares, l'eau joue un certain rôle dans le transport du pollen. Dans la Vallisnérie, elle amène les fleurs mâles tout entières au contact des fleurs femelles. Le *Zostera marina*, dont la fécondation a été étudiée par M. Clavaud (1), est une plante dichogame protogyne. Après l'ouverture de la spathe, les stigmates sortent les premiers, les anthères voisines étant encore fermées. Le pollen vient donc d'une fleur plus âgée; au moment de l'ouverture de l'anthère, tous les grains de pollen filamenteux d'une loge demeurent unis en un seul faisceau. Tous les faisceaux sortis des anthères flottent dans l'eau et en même temps, les grains qu'ils comprennent émettent près de l'un de leurs bouts un tube pollinique. Puis ces flocons se suspendent aux stigmates dans le tissu desquels s'introduisent les tubes polliniques, qui s'allongent alors pour aller féconder les ovules.

b. *Pollinisation directe.*

Malgré ce que nous venons de dire sur les avantages de la fécondation indirecte et sur les diverses dispositions réalisées dans les plantes pour l'assurer, il n'en est pas moins vrai que la pollinisa-

(1) Clavaud. — *Fécondation du Zostera.*

tion directe se produit dans un certain nombre de fleurs et parfois d'une façon inévitable. Ainsi dans les espèces du genre *Solanum*, les anthères allongées et conniventes forment une colonne qui entoure le style et le stigmate; elles s'ouvrent par des pores au sommet, de sorte que le pollen est inévitablement projeté sur le stigmate. Dans l'Épine-vinette, dans la Rue etc., les étamines s'infléchissent lentement, viennent placer leurs anthères sur le stigmate et y déversent leur pollen. Il en est de même dans les fleurs qui fleurissent sous l'eau sans s'ouvrir (*Renoncules*), dans les fleurs aériennes du *Juncus Bufonius* qui, d'après M. Batalin (1), demeureraient toujours fermées, et enfin dans les fleurs *cleistogames*, qui sont assez fréquentes pour que M. Kuhn (2) ait compté 44 genres comme en produisant *Oryza, Scrophularia, Ononis, Arachis, Viola*, etc.).

On a bien constaté que toutes ces plantes produisaient des fruits et de bonnes graines; mais il convient pourtant de faire remarquer que dans le cas des fleurs cleistogames, la plante possède toujours des fleurs bien constituées, s'ouvrant à la maturité, et par suite pouvant être pollinisées par du pollen provenant d'une autre fleur de la même espèce. Dans le cas où les fleurs sont pourvues d'étamines venant s'appliquer sur le stigmate, il peut fort bien se faire que le pollen ainsi déposé se développe en même temps que du pollen provenant d'une autre fleur et apporté par un insecte; dans ce cas, ce dernier peut avoir autant de chances d'opérer la fécondation que le premier.

C'est du reste ce qu'a montré M. Maury (3) chez les *Verbascum*. Dans ces plantes, d'après l'organogénie de la fleur, la pollinisation devrait être directe, car au moment de l'épanouissement de la fleur, les deux longues étamines sont ouvertes et appliquées sur le stigmate qui se trouve saupoudré de pollen. Cependant la fréquence

(1) BATALIN. — *Die Selbsbestaubung*, etc., 1871.

(2) KUHN. — *Einige Bemerk.*, etc., 1867.

(1) MAURY. — *Fécondation des Verbascum*, 1886.

des hybrides prouve bien qu'il doit y avoir fréquemment une pollinisation indirecte. En effet, les fleurs sont visitées par les insectes, de sorte que le pistil peut être pollinisé à la fois par le pollen de la même fleur que lui et par celui d'une autre fleur. Le premier paraîtrait avoir plus de chances d'opérer la fécondation ; mais il n'en est rien, car au moment de l'émission du pollen, le stigmate est peu favorable à la germination et de plus le tissu conducteur est constitué par des cellules adhérant encore fortement entre elles. Ce n'est que plus tard que le stigmate et le style sont favorables au développement du pollen, et si, à ce moment-là, du pollen étranger est apporté sur le stigmate, il aura plus de chances de se développer que le premier qui peut déjà avoir perdu ses propriétés germinatives.

§ 3. — Germination du pollen et développement du tube pollinique jusqu'à l'ovule.

1. *Germination du pollen.* — Transporté sur le stigmate de la même fleur ou d'une fleur différente de la même espèce, ainsi qu'il vient d'être dit, le pollen y adhère grâce aux aspérités dont il est muni et à la présence d'un liquide visqueux, sécrété par la surface stigmatique. Il trouve là, réalisées naturellement, les conditions qui sont nécessaires à sa germination, et il développe son tube pollinique en se comportant comme nous l'avons vu se comporter lorsqu'on le cultivait dans un milieu artificiel. Le tube pollinique présente la structure dont nous avons déjà parlé ; il est donc inutile d'y revenir ici.

En s'allongeant, le tube pollinique pénètre dans le stigmate pour de là gagner le canal stylaire qui doit le conduire dans la cavité ovarienne. Cette pénétration peut se faire de plusieurs manières.

Le cas le plus simple, comme dans le Lis, est celui où le tube s'allonge au contact d'une papille du stigmate jusqu'à la partie

inférieure et arrive ainsi jusqu'à la base d'une des branches du style où il s'engage et continue sa route.

Dans les Graminées (Fig. 54), l'extrémité du tube pollinique pénètre dans la lamelle moyenne qui sépare deux cellules du poil



Fig. 54.
Germination du pollen de l'*Alopecurus pratensis*.

collecteur multicellulaire. Il arrive ainsi jusqu'à l'angle formé par les branches du stigmate et pénètre dans le style.

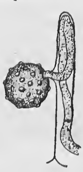


Fig. 55.
Germination du pollen de l'*Agrostemma Githago*.

Dans l'*Agrostemma Githago* (Fig. 55), le tube pollinique, émettant une diastase capable de dissoudre la cellulose, perfore la papille au

point de contact et pénètre à l'intérieur. Deux tubes du même grain peuvent pénétrer dans la même papille, mais un seul tube se développe, bien que l'autre puisse devenir assez long. Arrivé à la base du poil, il traverse les membranes pour arriver jusqu'au style.

Dans le *Malva sylvestris* (Fig. 56), les grains de pollen adhèrent à la pointe des papilles : chacun d'eux pousse des tubes nombreux, minces, recourbés, dans la région tournée du côté des papilles. Parmi ces tubes, les uns continuent à se développer et à se gonfler notablement, et chacun d'eux pénètre à l'intérieur d'une papille,

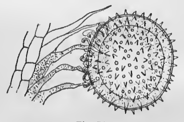


Fig. 56
Germination du pollen du *Malva Sylvestris*.

tandis que les autres demeurent dans le même état. Cette formation de nombreux tubes n'a d'autre but que d'assurer l'adhérence des grains au stigmate. Parmi les tubes qui ont pénétré dans les papilles et qui les remplissent complètement, un seul continue à se développer; c'est celui dans lequel ont pénétré les noyaux du grain de pollen. Celui-ci traverse ensuite la paroi interne de la cellule épidermique prolongée en papille et arrive ainsi entre les cellules du tissu conducteur.

En résumé, les tubes polliniques s'accroissent, tantôt à la surface des cellules stigmatiques, tantôt entre ces cellules, ou bien encore à l'intérieur de ces cellules elles-mêmes, pour atteindre le tissu conducteur. La pénétration de l'extrémité du tube entre les cellules est le cas le plus fréquent; il est rare que l'on constate sa pénétration à l'intérieur même des cellules.

Il peut arriver que le pollen d'une fleur aille germer sur un stigmate appartenant à une espèce ou même à une famille diffé-

rente. C'est à cette pollinisation par un pollen étranger que M. Strasburger (1) donne le nom de pollinisation étrangère. Il a fait une étude de la germination du pollen dans ce cas particulier, et il a comparé le développement du tube pollinique dans la pollinisation étrangère et dans la pollinisation normale.

D'une façon générale, le grain de pollen peut germer sur tous les stigmates où il trouve des matières nécessaires à la nutrition du tube pollinique; la facilité de germination n'a aucun rapport avec l'affinité sexuelle des deux plantes. Ainsi un pollen de Monocotylédone peut germer sur un stigmate de Dicotylédone et réciproquement.

Lorsque sur un stigmate se trouvent en même temps des grains de pollen de la plante qu'on étudie et d'une autre plante de la même espèce, ce sont les grains de pollen de la plante même qui se développent le mieux. De même sur le stigmate d'une espèce donnée, le pollen de la même espèce se développe plus rapidement que celui d'une espèce différente.

2. *Marche du tube jusqu'à l'ovule.* — Le tube pollinique, étant arrivé jusqu'au style, continue à se développer dans cette partie du pistil pour arriver jusque dans la cavité ovarienne et là pénétrer à l'intérieur d'un ovule. Si le style est creusé d'un canal, le tube s'allonge en rampant entre les papilles mucilagineuses qui souvent revêtent la paroi de ce canal. Si le style est plein, il s'enfonce dans le tissu conducteur dont les membranes cellulaires sont gélifiées, dissout la cellulose et s'en nourrit. En un mot, le tube pollinique végète à l'intérieur du style comme le mycélium d'un Champignon parasite dans les tissus de la plante qui lui sert de nourrice ; il suit un chemin déterminé qui le conduit toujours du côté où se trouvent les matières qu'il peut digérer.

(1) Strasburger. — *Ueber fremdartige Bestaubung.*

Dans le *Malva sylvestris*, le tube pollinique, parvenu dans le tissu conducteur, cesse de s'accroître, et son contenu se rassemble en une masse irrégulière, elliptique, allongée dans le sens du style. Après quoi cette masse protoplasmique chemine à l'intérieur du style, à la façon d'un plasmode de Myxomycète.

Quoi qu'il en soit, d'une manière ou d'une autre, l'extrémité inférieure parvient dans la cavité de l'ovaire. Là, le tube continue à s'accroître en suivant, dans chaque cas, un chemin déterminé, tracé par des séries de papilles ou de poils, qui le conduisent fatalement au micropyle d'un ovule, dans lequel il s'engage jusqu'à ce qu'il soit en contact avec le sommet du nucelle.

On avait prétendu (1) que chez les *Cereus* aucun tube pollinique ne pénètrait dans le style. Dès qu'ils commencent à s'allonger, les tubes déverseraient leur contenu dans le tissu conducteur qui, dès la base du style, se prolonge sur les placentas et sur les funicules ovulaires pour transmettre aux ovules la substance fécondante. M. Guignard (2) a très bien suivi les tubespo lliniques, depuis le stigmate jusqu'aux ovules, et a ainsi démontré que les *Cereus* et, en général, les Cactées rentraient dans la loi générale.

Le temps qui s'écoule entre la pollinisation du stigmate et l'arrivée du tube pollinique au contact du sac embryonnaire est très variable, et il ne dépend nullement de la longueur du chemin à parcourir, qui peut être souvent très considérable ; il dépend essentiellement des propriétés spécifiques de la plante. Ainsi, les tubes polliniques du Safran, pour traverser un style long de cinq à dix centimètres, n'exigent que de un à trois jours ; les tubes du *Capsella* parviennent aux ovules dans l'espace de cinq ou six heures. Dans les *Cereus*, ce n'est guère que la troisième semaine après la germination du pollen sur le stigmate que les tubes parviennent aux ovules. Les tubes polliniques mettent quelquefois dix

(1) Kruttschnitt, — *Bull. de la Soc. Bot. de Belgique*, 1883.
(2) Guignard. — *Fécondation des Cactées.*

jours (*Orchis Morio*), des semaines (*Orchis latifolia*) ou des mois entiers pour arriver jusqu'aux ovules. Le temps qui s'écoule entre la pollinisation et la fécondation est de deux mois pour le *Phajus grandiflorus*, de trois à quatre mois pour les *Cypripedium*, de cinq mois pour l'*Epidendrum ciliare*, de dix mois et plus pour les *Vanda*, *Stanhopea*, etc.

3. *Effets de la pollinisation antérieurs à la fécondation.* — D'une façon générale, les effets de la pollinisation ne se font sentir dans l'ovaire qu'après la formation de l'œuf, car au moment où le pollen est déposé sur le stigmate, l'appareil sexuel femelle est arrivé à son complet développement. Il n'en est pourtant pas toujours ainsi, car dans certains cas, non seulement les ovules ne sont pas développés au moment de la pollinisation, mais encore celle-ci est absolument nécessaire à leur développement. C'est ce qui se passe dans les Orchidées (1). Ainsi, dans la Vanille, au moment où les tubes polliniques, toujours très nombreux, pénètrent dans la cavité ovarienne, en se disposant en six faisceaux placés deux à deux de part et d'autre de chaque placenta, on voit à peine les rudiments des mamelons qui s'accroîtront plus tard pour former les ovules. Ceux-ci n'existent pas au moment de la floraison ; la pollinisation et la germination du pollen sont indispensables à leur formation. C'est au moment même où le pollen commence à germer que les ovules commencent à se développer, et leur développement n'est complet qu'au moment où un des tubes arrive au contact du nucelle. Ce développement des ovules est étroitement lié au développement de l'ovaire. Les tubes polliniques, en se nourrissant aux dépens des cellules qui se trouvent sur leur chemin, provoquent un afflux de matières nutritives vers l'ovaire : de là le développement de ce dernier. Ce qui montre bien qu'il en est ainsi, c'est que toute autre cause, susceptible de déterminer un même courant, sera par cela

(1) Guignard, — *Pollinisation chez les Orchidées.*

même capable de provoquer l'accroissement de l'ovaire. Ainsi, M. Treub (1) a eu l'occasion d'observer des ovaires de *Liparis latifolia*, qui étaient plus ou moins épaissis avant l'ouverture du bouton. Ce renflement était dû à la présence de larves d'insectes qui habitaient l'ovaire, et qui avaient ainsi déterminé un courant de matières nutritives vers cet organe. Par suite, on peut conclure que si la formation des tubes polliniques est nécessaire à l'accroissement de l'ovaire et de son contenu, ils n'exercent pas pour cela sur ces derniers une action spécifique.

§ 4. Formation de l'œuf.

Nous avons suivi le tube pollinique jusqu'au moment où il se met en contact avec la paroi du sac embryonnaire. Il nous reste maintenant, pour terminer cette étude, à voir comment a lieu la fusion du gamète mâle et du gamète femelle d'où doit résulter la fécondation de l'oosphère et la formation de l'œuf.

1. *Fécondation chez les Angiospermes.* — Les phénomènes intimes de la fécondation sont encore décrits dans tous les traités de Botanique, d'après le mémoire publié par M. Strasburger en 1877 (2). Or, dans un travail ultérieur (3), ce savant a modifié en bien des points sa manière de voir primitive et a exposé la question avec des points de vue tout nouveaux. Ce sont les résultats les plus importants de ce travail que nous allons exposer en peu de mots.

Le tube pollinique, après avoir traversé le nucelle, s'il existe encore, vient s'appliquer fortement contre la paroi du sac embryonnaire. Mais, le plus souvent, le sac embryonnaire en s'accroissant a résorbé tout le nucelle et se présente alors à nu au fond du canal

(1) Treub. — *Note sur l'embryon*, etc.
(2) Strasburger. — *Ueber Befruchtung*, etc.
(3) Strasburger. — *Neue Untersuchungen*, etc.

micropylaire dans lequel il s'allonge souvent plus ou moins. Quoi qu'il en soit, au point de contact du tube pollinique et du sac embryonnaire, les membranes se gélifient fortement, ainsi que l'indique la coloration bleue qu'elles prennent sous l'action de la teinture de Gaïac. Grâce à cette gélification, les deux noyaux générateurs peuvent pénétrer facilement à l'intérieur de l'oosphère ; quant au noyau végétatif, il a disparu. De ces deux noyaux générateurs, un seul jouera un rôle dans la fécondation ; le deuxième noyau, non utilisé, ne tardera pas à se dissoudre dans le protoplasme de l'oosphère. Comment maintenant se produit la copulation des deux noyaux, mâle et femelle ?

Dans l'*Orchis latifolia* (Fig. 57-59), les deux noyaux se placent

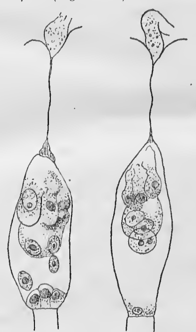


Fig. 57. — Fécondation chez l'*Orchis latifolia*

l'un à côté de l'autre (Fig. 57, I) et arrivent à se mettre en contact (Fig. 57, II). Puis ils se fusionnent peu à peu (Fig. 58, I, II),

mais il reste pendant encore quelque temps une couche séparatrice qui correspond à la membrane fusionnée des deux noyaux (Fig. 58, II) ; puis celle-ci se dissout et l'on trouve deux nucléoles ordinairement égaux dans le même noyau. Ces nucléoles copulent (Fig. 59, I) et se fusionnent en un seul nucléole (Fig. 59, II) plus

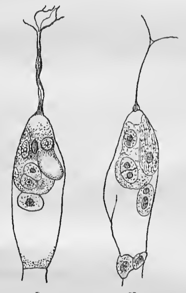


Fig. 58. — Fécondation chez l'*Orchis latifolia*.

volumineux. Pendant ce temps, l'oosphère s'entoure de cellulose, et son noyau commence ensuite à entrer en division pour donner naissance à l'embryon.

M. Strasburger paraît attacher une certaine importance à la fusion des deux nucléoles, mais elle doit être moins grande qu'il ne le suppose, puisque le nucléole unique ainsi formé ne tarde pas à disparaître. De plus, dans bien des cas, les nucléoles sont multiples et ne sont pas en même nombre dans les deux noyaux. Comme on le voit, il n'est question, dans la formation de l'œuf, que de la fusion des deux noyaux ; c'est qu'en effet M. Strasburger fait remarquer qu'on ne peut pas prouver que le protoplasme du

tube pollinique joue un rôle quelconque dans la fécondation. On voit en outre que le rôle des synergides dans la fécondation est maintenant considéré comme à peu près nul, et avec d'autant plus

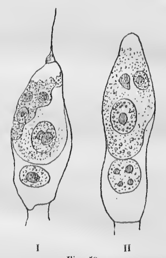


Fig. 59
Fécondation chez l'*Orchis latifolia*.

de raison, que dans le *Monotropa hypopytis*, le tube pollinique pénètre entre les deux calottes des synergides pour arriver jusqu'à l'oosphère. M. Strasburger les considère aujourd'hui comme des nourrices de l'œuf et aussi comme des éléments susceptibles d'attirer le tube pollinique vers l'oosphère.

Il convient maintenant d'exposer un certain nombre de connaissances toutes récentes en ce qui concerne la structure du noyau mâle et du noyau de l'oosphère. En étudiant de nombreuses espèces et de nouveaux individus dans chaque espèce, M. Strasburger (1) a constaté que, pour une espèce donnée, le nombre des segments nucléaires dans le noyau des cellules génératrices était constant. Ce nombre est de douze pour le Lis, de seize pour les Orchidées et le *Convallaria majalis*, de huit pour l'*Allium fistulosum*. Or,

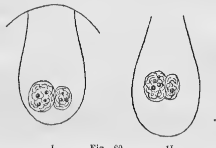
(1) Strasburger. — *Ueber Kern-und Zelltheilung*.

M. Guignard a montré que les noyaux générateurs, qui donnent naissance à l'appareil sexuel dans le sommet du sac embryonnaire du Lis, contiennent douze segments. On peut conclure de ce fait que dans le Lis le noyau mâle et le noyau de l'oosphère participent, avec douze segments chacun, à la formation de l'œuf. Les nouvelles recherches de M. Strasburger lui ont montré seize filaments dans l'oosphère des Orchidées, huit dans le noyau de la cellule mère du sac embryonnaire de l'*Allium*. On peut en conclure que chez les Phanérogames, les organes mâle et femelle participent à la fécondation avec le même nombre de filaments nucléaires.

Un grand nombre de faits obligent à considérer les filaments nucléaires comme le siège des propriétés héréditaires. Il est évident que la fusion en nombre égal et à volume égal des filaments nucléaires dans la fécondation, est le moyen le plus simple d'y assurer au père et à la mère une part égale.

Mais comment se comportent les filaments nucléaires pendant la copulation des deux noyaux? Rien n'a encore été publié à ce point de vue, et il nous eût été impossible de répondre à cette question, si M. Guignard n'avait eu l'obligeance de nous communiquer et de nous autoriser à publier les résultats que les recherches qu'il poursuit déjà depuis quelque temps à ce sujet lui ont permis d'acquérir.

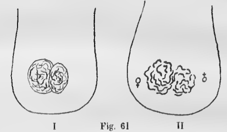
Étudions ce qui se passe dans la fécondation du Lis. Les deux



I Fig. 60. II
Fusion des noyaux mâle et femelle du Lis (Schémas inédits).

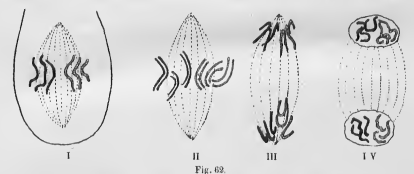
noyaux, renfermant un certain nombre de nucléoles, arrivent au

contact (Fig. 60, I), puis commencent à se fusionner (Fig. 60, II). A ce moment les nucléoles disparaissent dans les deux noyaux (Fig. 61, I), et avant même que la fusion soit plus complète, l'en-



I Fig. 61 II
Fusion des noyaux mâle et femelle du Lis (Shémas inédits).

semble de ces deux noyaux, qui peut dès maintenant être considéré comme le noyau de l'œuf, commence à entrer en division (Fig. 61, II). Les filaments nucléaires se dirigent vers l'équateur, mais sans se mélanger ; les douze filaments du noyau femelle, représentés en noir dans



I II III IV
Fig. 62.
Fusion des noyaux mâle et femelle du Lis (Schémas inédits).

le schéma I (Fig. 60), occupent par exemple le côté gauche de la plaque, tandis que les douze filaments du noyau mâle, représentés en gris, se disposent sur le côté droit. Pour rendre les schémas plus simples, on n'a représenté que trois filaments de chaque sorte. Cela fait, tous les filaments subissent une scission longitudinale (II), ce qui donne vingt-quatre filaments mâles et vingt-quatre filaments femelles. Puis les filaments gagnent les pôles pour constituer les

deux noyaux filles et dans chacun de ceux-ci se rendent douze filaments mâles et douze filaments femelles (III et IV). Il résulte de ce qui précède que si, comme le croit M. Strasburger, les filaments nucléaires restent toujours indépendants les uns des autres dans le noyau à l'état de repos, il n'y a jamais fusion complète des éléments mâle et femelle, même dans les stades ultérieurs. Au contraire, cette fusion a lieu si, comme continue à le penser M. Guignard, les filaments nucléaires se soudent bout à bout pour constituer un filament unique dans le noyau.

On voit donc que dans le Lis la fusion des deux noyaux est loin d'être aussi profonde qu'on le pensait. Mais il faut dire que dans d'autres espèces, et notamment dans les *Ornithogalum*, les masses nucléaires se pénètrent plus profondément, mais cela n'empêche pas les filaments nucléaires de se comporter comme dans le Lis au moment de la première bipartition de l'œuf.

Il résulte, en somme, des recherches de M. Guignard, que, dans les végétaux, les phénomènes seraient analogues à ceux qu'a décrits M. Van Beneden chez l'*Ascaris megalocephala* (1). Pour ce savant, en effet, les deux pronucléus se rapprochent mais ne se fusionnent pas ; à un moment donné chaque pronucléus donne naissance à deux anses chromatiques, de sorte que la plaque nucléaire est formée de quatre anses demeurant distinctes. Puis chacune d'elles se divise longitudinalement en deux anses secondaires jumelles, d'où huit anses. Chaque noyau fille reçoit quatre anses secondaires, dont deux mâles et deux femelles. Pour Van Beneden, il ne se produirait jamais de fusion entre la chromatine mâle et la chromatine femelle.

2. *Fécondation chez les Gymnospermes.* — Les études de R. Brown, Mirbel et Spach, Pineau, Hofmeister, Schacht, et dans ces dernières années, celles de MM. Strasburger, Goroshankin,

(1) Recherches sur la maturation et la fécondation de l'*Ascaris megalocephala* (*Arch. de Biologie*, 1883.).

Juranyi et Warming (1) ont élucidé d'une façon à peu près complète la question de la fécondation chez les Gymnospermes.

On sait que dans les plantes de ce groupe, la fleur femelle est réduite à un carpelle dépourvu de style et de stigmate, et formé d'un ovaire ouvert portant les ovules dont le tégument se prolonge en tube. A l'état adulte, ces ovules présentent à leur micropyle, une goutte de liquide, dont le rôle est de retenir les grains de pollen transportés par l'atmosphère. Au fur et à mesure que cette goutte de liquide s'évapore, elle entraîne le pollen à travers le large canal micropylaire au sommet du nucelle dans la chambre pollinique. Là, le pollen se développe comme s'il se trouvait sur un véritable stigmate, et la grande cellule, qui est ici la cellule génératrice, s'allonge en un tube pollinique qui s'insinue à travers le tissu alors plus lâche qu'auparavant du nucelle, et il se dirige vers le sac embryonnaire. Mais ils ne parvient jamais d'un seul coup au terme de sa route. En effet, après avoir pénétré d'une certaine profondeur dans le nucelle, il ne tarde pas à s'arrêter dans son développement et à devenir stationnaire. Ce temps d'arrêt est plus ou moins long, suivant les espèces. Dans celles qui mûrissent leurs fruits en une année, cette interruption dans l'allongement du tube pollinique ne dure que quelques semaines ou quelques mois; mais dans celles où la graine exige deux ans pour mûrir (Genévrier, Pin), elle se prolonge pendant au moins une année. A ce moment-là, c'est-à-dire quand les corpuscules commencent à se développer dans le tissu de l'endosperme, les tubes polliniques recommencent à s'avancer dans la profondeur du nucelle à l'intérieur du nucelle. Ils atteignent ainsi la membrane du sac embryonnaire gélifiée, pénètrent dans l'entonnoir de l'endosperme et appliquent fortement leurs extrémités contre les rosettes des corpuscules.

Chez les Abiétinées, où les corpuscules sont isolés les uns des autres et disposés chacun au fond d'un entonnoir spécial, il faut

(1) Pour les indications des travaux de ces auteurs, voir l'Index bibliographique.

un tube pollinique pour chaque corpuscule, et par suite il est nécessaire que plusieurs tubes polliniques pénètrent à l'intérieur du sac embryonnaire; c'est en effet ce qui se produit. Le tube pollinique arrivé au contact de la rosette du corpuscule, pousse son extrémité dans le canal et l'enfonce jusque dans le sommet de l'oosphère. Puis, par une ouverture qui se produit à l'extrémité du tube pollinique, les deux noyaux qu'il renfermait pénètrent au sein du protoplasme de l'oosphère. M. Goroshankin (1) avait cru observer que les deux noyaux générateurs se mêlaient l'un après l'autre avec le noyau de l'oosphère. De nombreuses observations faites par M. Strasburger (2) sur le *Picea vulgaris* lui ont montré, au contraire, qu'un seul noyau mâle, celui qui pénètre le premier dans l'oosphère, se fusionnait avec le noyau de l'oosphère. Quant au deuxième noyau, il reste dans la masse protoplasmique de l'oosphère et dans bien des cas peut s'y maintenir assez longtemps ; mais finalement elle se dissout.

Dans les Cupressinées, où tous les corpuscules sont serrés côte à côte dans le large canal commun de l'endosperme, un seul tube pollinique suffit pour féconder tous ces corpuscules. Pour cela, ce tube se renfle fortement vers son extrémité, de manière à remplir l'entonnoir, puis il pousse un prolongement latéral dans chacun des petits canaux des corpuscules, et chacun de ces appendices agit là comme le fait ailleurs un tube pollinique séparé. Il est probable que le noyau mâle se divise autant de fois qu'il faut pour que chacune des ramifications du tube reçoive au moins un noyau mâle destiné à se fusionner avec le noyau de l'oosphère dans laquelle elle a pénétré. Je n'émets cette opinion qu'avec doute, car les nombreux auteurs qui se sont occupés de la fécondation des Gymnospermes ont négligé de nous renseigner sur ce point spécial qui me paraît être encore à élucider.

(1) GOROSHANKIN. — *Ueber d. Befruch-Proces.*
(2) STRASBURGER. — *Neue Untersuch*, etc.

CONCLUSIONS

Au fond, malgré quelques petites différences de détails, la formation de l'œuf s'opère chez les Gymnospermes de la même manière que chez les Angiospermes. Chez toutes les Phanérogames par conséquent, l'œuf résulte de la combinaison de deux gamètes, combinaison qui porte sur le noyau, peut-être aussi, mais la chose est loin d'être démontrée, sur le protoplasme des éléments sexuels. Ces deux gamètes, différant à la fois par leur origine et par la manière dont ils se fusionnent, il y a donc sexualité. Celui qui fait tout le chemin pour s'unir à l'autre, c'est-à-dire, la cellule génératrice du tube pollinique est le gamète mâle ; celui qui reste en place, c'est-à-dire l'oosphère, est le gamète femelle. En remontant de proche en proche, le qualificatif mâle s'applique au grain de pollen, au sac pollinique, à l'étamine, à l'androcée et à la fleur elle-même, lorsqu'elle est dépourvue de pistil ; de même le qualificatif femelle s'applique au nucelle, à l'ovule, au carpelle, au pistil et à la fleur dépourvue d'étamines. La plante tout entière elle-même est mâle quand elle ne porte que des fleurs à étamines, et femelle quand elle ne porte que des fleurs pistillées.

Par suite de cette combinaison de deux éléments générateurs différents, l'œuf présentera des caractères nouveaux, qui apparaîtront graduellement dans le cours du développement ultérieur, pour s'épanouir pleinement à l'état adulte et constituer ainsi la personnalité de la plante nouvelle, par où elle diffère de celle qui lui a donné naissance.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Amici. Osservazioni microscopiche sopra varie piante. (*Atti della Soc. ital. d. Scienze*, in Modena, XIX, 1823, trad. dans *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1re Série. T. II, 1824.

— *Lettre à Mirbel*. 1830.

Ascherson. Berichtigung und Zuzätze zu den Beobacht. über die Bestäubung von *Juncus Bufonius* (*Botan. Zeitung*, 1872).

— Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung bei *Juncus Bufonius* (*Botan. Zeitung*, 1872).

Badcock. *Philos. transact.*, 1746.

Baranetzky. Die Kerntheilung in d. Pollenmutterzellen einig. Tradescantien. (*Botan. Zeitung*, 1880.)

Barcianu. Die Blüthenentwickebung der Onagraceen. (Schenck und Luerssen, *Mitheilungen aus der Botanik*, Bd. II.)

Batalin. Die Selbstbestaübung bei *Juncus Bufonius* L. (*Botan. Zeitung*, 1871.)

— Kleitogamische Blüthen bei Caryophylleen. (*Acta horti petropol.* T. V, fasc. 2, 1878.)

A. W. Bennett. Die Form der Pollenkörner und ihre Beziehung zur Befruchtung. (*British Association for the Advancement of Science*, Belfast, 1874.)

Bernhardi. Sur la formation des graines sans l'aide de la fécondation. (*Allgemeine Gartenzeitung*, 1839, et *Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e série, T. XII, 1839.)

A. Braun. Ueber Polyembryonie und Keimung von *Cœlebogyne*. (*Abhandl. der Königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin*, 1859.)

— Die Frage des Gymnospermie der Cycadeen erlautert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs. (*Monatsberich des Königl. Akad. der Wissensch. zu Berlin*, 1875.)

Brongniart. Mémoire sur la génération et le développement dans les végétaux phanérogames. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1re Série, T. XII, 1827.)

— Note sur un cas de monstruosité des fleurs du *Primula sinensis*. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 2e Série, T. I, 1834.)

— Examen de quelques cas de monstruosités végétales propres à éclairer la structure du pistil et l'origine des ovules. (*Archives du Muséum d'histoire naturelle*, 1844, T. IV, pl. IV et V et *Annales des Sc. nat. Bot.*, 3e Série, T. II, 1844.)

R. Brown. Mémoire sur les Protéacées. (*Trans. of the Linn. Soc.*, T. X, 1817.)

— An account of a new genus of plants named *Rafflesia*. (*Trans. of the Linn. Soc.*, T. XIII, 1821)

— On the structure of the female flower, etc. (*Narrative of a Survey*, by P. King, II, 1827; *the miscell bot. Works*, I.)

— A brief account of microscopical observations on the particles contained in the pollen of plants, Londres, 1828.

— Observations on the organs and mode of fecondation in Orchideœ and Asclepiadeœ, Londres, 1831.

— Observations on the organs and mode of fecondation in Orchideœ and Asclepiadeœ. (*Trans. of the Linn. Soc.*, XVI, 1833.)

— Sur la pluralité et le développement des embryons dans les graines des Conifères. (Trad. dans *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 2e Série, XX, 1843.)

A. J. Camérarius. *Lettre à Valentin*, 1694.

R. Caspary. Vergrünungen des Weissen Klees. (*Schriften der Königl. physökon. Gesellschaft zu Königsberg*, Jahrg. II, 1861.)

Lad. Celakowsky. Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen. (*Flora*, 1874, n° 8-16.)

— Ueber die Cupula und den Cupularfruchtknoten. (*Œsterr. Bot. Zeitschr.*, 1874, n° 12.)

— Ueber Placenten und Hemmungsbildungen der Carpelle. (*Sitzungsb. d. Königl. böhmischen Gesellsch. der Wissensch.*, Prag., 1875.)

— Vergrünungsgeschitchte der Eichen von *Alliaria officinalis*. (*Botan. Zeitung*, 1875.)

— Zur discussion über das Eichen. (*Botan. Zeitung*, 1875.)

— Ueber terminale Ausgliederungen. (*Sitzungsberitchte der Königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaft.*, Prag. 1875.)

— Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der

Phanerogamen. (*Akten der Königl. böhmischen Gesellshc. der Wissenschaften*, 1876.)

— Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Trifolium repens* L. (*Botan. Zeitung*, 1877.)

— Noch ein Wort in den Ovularfrage. (*Botan. Zeitung*, 1877.)

— Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefässes. (Pringsheim, *Jahrb. für wissensch. Bot.*, Bd. XI.)

J. Chatin. Etude sur le développement de l'ovule et de la graine dans les Scrophularinées, Solanées, etc. (*Ann. Sc. nat. Bot.* 5e Série, T. XIX.)

A. Chatin. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 1862, p. 912; 1866, p. 126, 172, 215, 285.

— *Bulletin Soc. Botan. de France*, T. IX, 1862; T. X, 1863; T. XII, 1865; T. XIII, 1866.

— *Bulletin du Congrès international de Bot. et d'Hort. d'Amsterdam*, 1865.

— De l'anthère, Paris, 1870.

Clarke. *Journal of the Linn. Soc.*, XVII, 1878.

A. Clavaud. Sur le véritable mode de fécondation du *Zostera marina*. (*Ann. Soc. Linn. de Bordeaux*, 4e Série, T. II, 1878.)

Cramer. Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies, Zurich, 1864.

— Ueber die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies, etc. (*Botan. Zeitung*, 1868.)

Darwin. On the origin of species, 1859.

— On the various contrivances etc., 1862.

— De la fécondation des Orchidées par les Insectes, etc. Paris, 1870.

— Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal. Paris, 1877.

— Des différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce, Paris, 1878.

Decaisne. Sur le pollen et l'ovule du Gui. (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 2e Série, T. XIII, 1840.

— Mémoire sur le développement du pollen, de l'ovule, et sur la structure des tiges du Gui. (*Mém. de l'Acad. de Bruxelles*, T. XIII, 1840).

Ch. Degagny. Sur le tube pollinique; son rôle physiologique. (*Comptes rendus*, 1886).

Delpino. Sugli apparecchi della fecondazione nelle piante antocarpée, 1867.

— Eintheilung der Pflanzen nach den Mechanismus der dichogamischen Befruchtung und Bemerkungen über die Befruchtungs-Vorgange bei Wasserpflanzen. (*Botan. Zeitung*, 1871.)

— Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia. (*Atti di Soc. ital. d. Sc. natur.*, XI, 1868-1875).

Duchartre. Traité de Botanique, 3e Edition. Paris, 1885.

Errera et **Gevaert**. Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs et en particulier l'héterostylie du *Primula elatior*.

Ehrenberg. Uber das Pollen der Asclepiadeen, 1831.

Elfving. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. (*Jenaïsche Zeitschrift*, XIII, 1879).

Eichler. Sur la structure de la fleur femelle de quelques Balanophorées. (*Actes du congrès international de Botanique*, Paris, 1867.)

— *Lathrophytum*, ein neues Balanophoreengeschlecht aus Brasilien. (*Botan. Zeitung*, 1868.

— Blüthendiagramme, Bd. I. Leipzig, 1875.

Engler. Notiz über die Befruchtung von *Zostera marina* und das Wachsthum derselben. (*Botan. Zeitung*, 1879).

— Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen, (Pringsheim, *Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. X.)

Fischer. *Jenaïsche Zeitschrift*, Bd. VII, Heft I, 1880.

Fritsche. Beiträge zur Kenntniss des Pollen, 1832.

— De pollinis plantarum, Berlin, 1833.

— Ueber den pollen. (*Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de Saint-Pétersbourg*, 1837.

Geleznoff. Ueber die Bildung des Embryo. (*Botan. Zeitung*, 1843).

— Mémoire sur l'embryogénie du Mélèze. (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 3e série, XIV, 1850.)

Geoffroy. *Acad. des Sciences*, 1711.

Gieswald's. Ein kleiner Beitrag zur Entwickelung des Pollens. (*Linnæa*, 1852.)

Giraud. Sur la structure et les fonctions du pollen (*Ann. of. nat. hist.*, 1839 et *Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e Série, T. XIV, 1840.

Gleichen. Das Neueste ausdem Pflanzenreiche, 1764.

— Microscopische Untersuchungen u. Beobachtungen d. geheinem Zeugunstheile der Pflanzen in der Blüthen, etc., 1790.

Gœbel. Grundz. d. Syst.

Gœrtner. Notice sur des expériences concernant la fécondation de quelques végétaux. (*Naturwenenschaftliche Abhandlungen*, Tübingen, 1826, T. I, et *Ann. des. Sc. Nat.*, 1re série, T. X, 1827.

Goldmann. Entwickelungsgeschichte des Pollens von *Gloxinia maculata*. (*Botan. Zeitung*, 1848.)

Goroshankin. Ueber die Corpuscula und don Geschlechtsprocess bei den Gymnospermen, Moscou, 1880.

— Ueber den Befruchtungs Process bei *Pinus Pumilio*. Not. Strasbourg, 1883.

Griffith. The ovula of *Loranthus* and *Viscum*. (*Trans. Linn. Soc.*, XVIII. Extrait dans *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2e Série, T. XI, 1839.

— On the ovulum of *Santalum*, *Osyris*, *Loranthus* and *Viscum* (*Trans. Linn. Soc.*, vol. XIX.)

Guillemin. Recherches microscopiques sur le pollen. (*Mém. de la Soc. d'hist. nat. de Paris*, II, 1825.)

Guignard. Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, XXVIII, 1881.)

— Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses. (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 6e Série, T. XII, 1881.)

— Sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. (*Revue des Sc. nat.*, 3e Série, T. I, 1882, Montpellier et *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 6e Série, XIII, 1882.)

— Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. (*Ann. des Sc. nat Bot.*, XIV, 6e série, 1882.)

— Observations sur les Santalacées. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 7e Série, T. II, 1885.)

— Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 7e Série, T. IV, 1886.)

— Sur les effets de la pollinisation chez les Orchidées. (*Compt. rend.*, 19 juillet, 1886).

— Sur les organes reproducteurs des hybrides végétaux. (*Comptes rendus*, 26 octobre 1886.)

— Observations sur les ovules et la fécondation des Cactées. (*Bull. Soc. Bot. de France*, T. XXXIII, 1886.)

— Observations sur le pollen du *Ceratozamia* (*Soc. Bot. de France*, séance du 12 avril, 1889.

Hænlein. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Compositenblüthe. (Schenk und Luerssen, *Mitheilungen aus der Botanik*, B. d. II, 1875.)

Hanstein. Die Parthenogenesis der *Cœlebogyne ilicifolia*. (*Botan Abhandl.*, III, 3e Cahier. Bonn., 1877.)

Hedwig. Sammlung seiner Abhandlungen und Beobachtungen.

Henschel. Uber die sexualitate der Pflanzen, Breslau, 1820.

Hildebrand. Die geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen, 1878.

— Experimente und Beobachtungen an einingen trimorphen *Oxalis*. arten. (*Botan. Zeitung*, 1871.)

Hoffmann. Ueber Sexualitat. (*Botan. Zeitung*, 1885.)

Hofmeister. Uber die Entwickelung des Pollens. (*Bot. Zeitung*, 1848.)

— Die Enstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig, 1849.)

— Neuere Beobach. etc., (Pringsheim, *Jahrbücher*, 1858.)

— Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. (*Abandhl. d. Königl. Sachs. gesellsch. der Wissench.* Bd. VI. *Math. physic. Classe*, Bd. IV, 1859.)

— Neue Beiträge. etc. a. (*Ibid.* Bd. VII, *Math. physic. Classe*, Bd. V, 1861.)

— Vergleich. Untersuchungen, Leipzig, 1871.

J.-M. Janse. Imitirte Pollenkörper bei *Maxillaria*. (*Berichte der deustchen botanischen Gesellschaft*, 1886, T. IV.)

L. Jost. Zur Kenntniss der Blüthenentwickelung der Mistel. (*Botan. Zeitung*, 1888.)

Juranyi. Ueber den Bau und Entwickelung des Pollens bei *Ceratozamia longifolia*. (Pringsheim, *Jahr. f. wiss. bot.*, VIII, 1873.)

Juranyi et **Treub**. Recherches sur les Cycadées. (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e Série, XII, 1882.)

Karsten. Organographische Betrachtung des *Zamia muricata*. (*Abandl. d. K. akad. d. Wiss. zu Berlin*, 1856.)

— De la vie sexuelle des plantes et de la parthenogénèse. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 4e Série, XIII, 1860.)

Kauffmann. Uber die männliche Blüthe von *Casuarina quadrivalvis*. (*Bull. de la Soc. imp. des Natur. de Moscou*, 1868.)

Kœlreuter. Vorlaüfige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, 1761.

— Dritte Fortsetzung der Vorlaüfagen Nachricht, etc., 1770.

— *Nova acta acad. Sc. petropolitan*, 1806.

— *Mémoires de l'acad. imp. des Sc. de Saint-Pétersbourg*, 1811.

E. Kohne. Die Blüthenentchwickelung bei den Compositen, Berlin, 1869.

Kuhn. Einige Bemerkungen über *Vandellia* und den Blüthenpolymorphismus. (*Botan. Zeitung*, 1867.)

L. Kny. *Botanische Wandtafeln mit erlaüternden Texte*, 2 abth., 1876.

Leclerc du Sablon. Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e série, T. I, 1885.)

Lindley. The genera and species of Orchideous plants.

Link. Grundlehren der Anat. und Physiol. der Gewächse.

Linné. Philos. bot., 1735.

Ludwig. De pulvere antherarum, 1778.

Luerssen. Zur Controverse über die Einzelligkeil oder Mehrzelligkeit des Pollens der Onagrarieen, Cucurbitaceen und Corylaceen. (Pringsheim, *Jahrbuch.*, T. VII, 1879.)

— Grundz. d. Bot., 3e Edit.

— Med. Pharm. Botanik, T. II.

Magnus. Taxinées et Gnétacées.

— Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Naias*, Berlin, 1870.

Mangin. Sur les pétales ovulifères du *Caltha palustris*. (*Bull. Soc. Bot. de France*, T. XXXIII, 1886.)

— Recherches sur le pollen. (*Bull. Soc. Bot. de France*, T. XXXIII, 1886.)

Marshall Ward. On the embryo-sac and development of *Gymnadenia conopsea*. (*The quaterly Journal of microscopical Science*, new series, n° LXXVII, 1880.

— A contribution to om konowledge of the embryo-sac in Angiosperms. (*Journal of the Linnœan Society*, vol. XVII, 1880.)

P. Maury. Observations sur la pollinisation et la fécondation des *Verbascum*. (*Bull. Soc. Bot. de France*, T. XXXIII, 1886.)

— Observations sur la pollinisation des Orchidées. (*Comptes rendus*, 2 août 1886.)

Mellink. Over de Ontwickelung van den Kiemsak by Angyospermen, Leyde, 1880.

Meyen. Anatomisch. physiol. Untersuch. uber den Inhalt der Pflanzenzellen, 1828.

— Sur la fécondation des végétaux. (*Ann, des Sc. nat, Bot.*, 2e série T. XV, 1841 et *N. Syst. des Pflanz. phys.*, T. III.)

Mirbel et Spach. Note pour servir à l'histoire de l'embryogénie végétale. (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e série, T. XI, 1839.)

— Notes sur l'embryogénie des *Pinus Laricio*, des *Thuia or.* et *occ.* et du *Taxus baccata.* (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e Série, T. XX, 1843.

Mirbel. Nouvelles recherches sur la structure et le développement de l'ovule végétal. (*Mém. de l'Acad. des Sciences de Paris*, T. IX.)

— Examen critique d'un passage du mémoire de M. H. Mohl sur la structure et les formes du grain de pollen. (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e Série, IV, 1835.)

H. Mohl. Uber die fibrosen Zellen der Antheren. (*Flora*, 1830.)

— Ueber den Bau und die Formen der Pollenkörner, Berne, 1834, et *Ann. Sc. nat. Bot.* 2e Série, T. III, 1835.

Morland. *Philosoph. Trans.*, 1703.

Nägeli. Zur Entwickelungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen, Zurich, 1842.

Needham. *Philos. transact.*, 1743.

— Nouvelles observations microscopiques, Paris, 1750.

Pakenham (Edgeworth). Pollen illustrated by 438 figures, Londres, 1877.

Peyritsch. Ueber Bildungsabweichungen bei Cruciferen. (Pringsheim, *Jahrb. fur wiss. Bot.*, Bd. VIII, 1872.

— Zur Teratologie der Ovula. (*Zeitschrift zur Feier des 25 jahrigen Bestehens der K. K. zoolog. botanischen Gesellschaft in Wienn*, 1876.

— In Sachen der Ovulartheorie. (*Bot. Zeitung*, 1877.)

Pineau. Recherches sur la formation de l'embryon chez les Conifères. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 3e Série, XI, 1849.)

A. de Planta. Uber die chemische Zusammensetzung des Blüthenstaubes der Haselstande. (*Landwirthschaftlichen Wersuchstationem*, 1884, 6e Série.)

Pollender. Ueber das Enstehen und die Bildung der Kreisrunden öffnungen in der ausseren Haut des Blüthenstaubes der Cucurbitaceen und Onagrarieen, Bonn., 1867.

Prantl. Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässcryptogamen und der Ursprung der Phanerogamen. (*Verhandlungen der physical medicin. Gesellschaft. zu Würtzburg*, Bd. X.

— Lehrb. d. Bot., 4e Edition.

Purkinje. De cellulis antherarum fibrosis nec non de granarum pollinarium formis, Breslau, 1830.

Radlkofer. Der Befrüchtungsprocess im Pflanzenreiche und seine Verhältnisse zu dem in Thierren, 1857.

— Ueber die Verhältnisse der Parthenogenesis zu d. and. Fortpflanzungsarten, 1858.

Raspail. *Mém. de la Soc. d'hist. nat. de Paris*, T. III, 1826.

— *Mém. de la Soc. d'hist. nat. de Paris*, T. IV, 1828.

Reichenbach. De pollinis Orchidearum genesi ac structura, etc., Leipzig, 1852.

S. Reissek. Ueber das Wesen der Keimknospe. (*Linnæa*, Bd. XVII, 1843,)

E. Reuther. Beiträge zur Entweckelungsgeschichte der Blüthe. (*Botan. Zeitung*, 1876.)

Rohrbach. Ueber die europœischen Arten der Gattung *Typha*. (*Verandhl. des Botan. Vereins für die Prov. Brandenburg*, XI, 1869).

Rosanoff. Zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung des Pollens der Mimoseœ. (Pringsheim, *Jahrbuch.*, 1865, IV.)

J. Rossmann. Ueber Entwickelung von Eiknospen aus dem Fruchsblatte und Deutung des Samenträgers. (*Flora*, 1855).

Sachs. Lehrbuch d. Bot. 1870.

Schacht. Histoire du développement de l'embryon végétal.

— Entwickelung des pflanzen-Embryon. (*Mém. de l'Inst. des Sc. d'Amsterdam*. T. III.)

— Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse Berlin, 1856-59.

— Ueber den Bau einiger Pollenkörner. (Pringsheim, *Jahrbücher*, T. II, 1860).

Schelver. Kritik des Lehre von Geschlecte der Pflanzen, Heidelberg, 1812.

Schleiden. Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanérogames. (Publié en allemand dans le tome XIX des *Acta acad. Léopold Carol. Natura curiosorum* et *Ann. Sc. nat.Bot.* 2e Série, T. XI, 1839.)

— Grundzüge d. Bot., 3e édition.

Pr. Schmitz. Die Blüthenentwickelung der Piperaceen. (Hanstein, *botan. Abandhlungen*, Bd. II, Heft 1, 1872.

Schultz. Die Natur des lebeden Pflanze, 1828.

Solms-Laubach. Die Entwickelung der Blüthe bei *Brugmansia Zippelii* und *Aristolochia Clematitis*. (*Botan. Zeitung*, 1876.)

Soltwedel. Freie Zellbildung im Embryosak d. Angiospermen, etc. (*Jenaïsh-Zeitsch.* T. XV, 1881).

Sprengel. Das entdeckte Geheimniss der Natur., etc., Berlin, 1793.

Strasburger. Die Befruchtung bei den Coniferen, Iéna, 1868.

— Die Coniferen und die Gnetaceen, Iéna, 1872.

— Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. (*Botan. Zeitung*, 1873).

— Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Iéna, 1878.

— Die Angiospermen und die Gymnospermen, Iéna, 1879.

— Zellbildung und Zelltheilung, 3e Édition, Iéna, 1880.

— Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhaute, Iéna, 1882.

— Neue Untersuchungen über den Befrüchtungsvorgang bei den Phanerogamen, Iéna, 1884.

— Über fremdartige Bestäubung. (Pringsheim, *Jahrbücher*, 1886, T. XVII.)

— Sur la division des noyaux cellulaires, la division des cellules et la fécondation. (Morot, *Journal de Botanique*, 2e année, 1888.

— Ueber Kern-und Zelltheilung in Pflanzenreiche, Iéna, 1888.

— Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhaute, Iéna, 1889.

Tangl. Die Kern-und Zelltheilungen bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva*. (*Denkschr. d. math. naturwiss. Classe d. Akad. d. wiss. Wienn*, 1882).

Treub. Observations sur les Loranthacées. Leide, 1881. (*Extrait des Annales du jardin de Buitenzorg*, vol. II.)

— Recherches sur les Cycadées (*Ann. des Sc. nat. Bot*, 6e Série XII, 1882 et *Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg*, vol. II).

— Observations sur les Loranthacées. (*Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg*, Leide, 1883, vol. III.)

— Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. (*Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg*, Leide, 1883, vol. III.)

Treub et Mellink. Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. (*Archives Néerlandaises*, T. XV, 1880).

Tréviranus. Beiträge zur Pflanzen-physiologie (1811).

— Die Lehre von Geschlechte der Pflanzen. (*Vermischte Schriften*, T. IV, Bremen, 1822).

Tschistiakoff. Kurze Notizen und vorläufige Mitheilungen über die Entwickelung der Sporen und des Pollens.(*Botan. Zeitung*, 1875.)
— Über die Entwickelungsgeschichte des Pollens bei *Epilobium angustifolium*. (Pringsheim, *Jahrbucher f. wissens*. T. X, 1876.)
Tulasne. Études d'embryogénie végétale (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 3e série, T. XII, 1849.)
Turpin. Essai d'une Iconographie végétale.
Unger. Ueber merismatiche Zellbildung bei der Entwickelung des Pollens, 1844.
Vaillant (Sébastien). *Discours sur la structure des fleurs, leurs différences et l'usage de leurs parties*, prononcé le 17 juillet 1717, Leyde 1718.
Van Tieghem. Anatomie des fleurs et des fruits du Gui (*Viscum album*). *Ann. des Sc. nat. Bot.* 5e Série, T. XII, 1869.
— Anatomie de la fleur des Santalacées. (*Ann. des Sc. nat. Bot*, 5e Série, T. XII, 1869.
— Structure du pistil des Primulacées et des Théophrastées. (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 5e Série, 1869, T. XII).
— Fleur du Noyer. (*Bull. de la Soc. Bot.* XVI, 1869.)
— Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées.(*Ann. des Sc. nat.*, T. X, 5e Série, 1869).
— Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. (*Mém. des savants étrangers à l'Institut*, T. XXI, 1871, et *Ann. des Sc. nat.* T. IX, 1868).
— Recherches physiologiques sur la végétation libre du pollen et de l'ovule, et sur la fécondation directe des plantes. (*Ann. des Sc. nat. Bot.* 5e Série, T. XII, 1871.)
— Traitó de Botanique, 1884,
— Inversion du sucre de Canne par le pollen (*Bull. Soc. Bot. de France*. T. XXXIII, 1886).
Volta. *Mémoires de l'Acad. de Mantoue*, Tome I.
Vesque. Développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. (*Ann. des Sc. nat. Bot.* 6e Série, VI, 1878).
— Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire. (*Ann. des Sc. nat. Bot.* 6e Série, VIII, 1879).
Warming. Dissertation über das Cyathium von *Euphorbia*. (*Flora*, 1870, n° 25.)
— Recherches sur la ramification des Phanérogames, principalement au point de vue de la partition du point végétatif. (*Det. Kongelige*

danske VidensKabernes Selskabs Skrifter, 5e Série, 1872, T. X, en danois, avec un résumé français.

Warming. Ueber pollenbildende Phyllome und Kaulome. (Hanstein, *botan. Abandhl.* Bd. II, Heft 2, 1873.

— Bemerkungen über das Eichen. (*Botan. Zeitung*, 1874.)

— Die Bluthe der Compositen. (Hanstein, *bot. Abandhl.* Bd. III, Heft 2, 1876.

— Recherches et remarques sur les Cycadées. (*Oversigt over det Kongel. danske*, etc., 1877 en danois, avec un résumé français).

— De l'ovule. (*Ann. des Sc. nat. Bot.* 6e Série, T. V, 1878).

— Sur la structure et le procédé présumé de pollinisation de quelques fleurs groënlandaises. (*Bulletin de l'acad. roy. danoise*, 1886, no 3).

N. Wille. Ueber die Entwickelung der Pollenkörner bei den Juncaceen und Cyperaceen, Christiania, 1882.

— Ueber die Entwickelungsgeschichte des Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membran durch Intussuception, Christiania, 1886.

Th. Wimmell. Zur Entwickelungsgeschichte des Pollens. (*Botan. Zeitung*, 1850.)

Wydler. Note sur la formation de l'embryon. (Extrait; *Ann. des Sc. nat. Bot.* 2e Série, T. XI, 1839.)

Wolff. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Orchideenblüthe. (Pringsheim, *Jahrbucher*, T. IV, 1865.)

Zalewski. Ueber d. Kerntheilung in d. Pollenmutterzellen einig. Liliaceen. (*Botan. Zeitung*, 1882.)

INDEX DES FIGURES

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE ET DU SAC EMBRYONNAIRE

CHAPITRE III

FÉCONDATION ET FORMATION DE L'ŒUF.



LE MANS. — TYP. ED. MONNOYER.